

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLOGICAS
Departamento de Biología Animal I



ECOLOGIA Y COMPORTAMIENTO DEL CORZO
Capreolus capreolus (L., 1758)
EN LA SIERRA DE GRAZALEMA (CADIZ)

TESIS DOCTORAL

JOSE RAMON DELIBES SENNA-CHERIBBO

MADRID, 1996



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Biología Animal I

ECOLOGÍA Y COMPORTAMIENTO DEL CORZO
Capreolus capreolus (L. 1758)
EN LA SIERRA DE GRAZALEMA (CÁDIZ)

Memoria presentada por el Licenciado D. JOSE RAMON DELIBES SENNA-CHERIBBO
para optar al grado de DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Trabajo realizado en la Estación Biológica de Doñana (CSIC, Sevilla) bajo la dirección del Dr.
RAMON CASIMIRO-SORIGUER ESCOFET y de la Dra. CRISTINA SAN JOSE HUGUENOT

VºBº Dr. Ramón C.- Soriguer Escofet



VºBº Dra. Cristina San José Huguenot



Vº Bº, El Tutor

Fdo. José Ramón Delibes Senna-Cheribbo



Prof. Dr. D. Javier Alonso



Madrid, 25 de Mayo de 1996

A mis padres.

La enseñanza fundamental que aporta la realización de una Tesis Doctoral trasciende el ámbito académico y se graba en lo personal. Al menos es mi percepción, cuando por fin afronto los últimos metros de un recorrido que habría resultado largo, espinoso, minado, falso y equivocado... de no haberse cruzado en el mismo varias personas que aportaron luz, esperanza, ilusión y ciencia. Así que, desde mi perspectiva, en el balance de estos seis años hay que adjuntar a la tesis,

una docena de buenos amigos.

*Merce Arias
Eloísa Bernáldez
Pablo
Charo Berzosa
Paulino Fandos
Ernesto García
Chus González
Manoli Lobato
Isabel Palma
Joxemi Recarte
Javier Vaamonde
José Luis Yela*

A todos ellos les agradezco su amistad, su apoyo, su ayuda y su hospitalidad. Quiero reconocer la confianza que me transmitieron dedicándoles este trabajo.

Sevilla, 25 de Mayo de 1996

INDICE

Lista de Tablas	I
Lista de Figuras	IV
Lista de Mapas	VI
Anexos	VIII
Agradecimientos	IX
CAPITULO 1. INTRODUCCION	1
CAPITULO 2. AREA DE ESTUDIO	9
CAPITULO 3. LA ESPECIE <i>Capreolus capreolus</i>	23
Encuadre sistemático	25
Distribución	26
Biología	30
CAPITULO 4. METODOS GENERALES	41
Observación de animales	43
Captura	45
Radioseguimiento	51
Análisis estadísticos	59
CAPITULO 5. DESCRIPCION DEL HABITAT Y DISPONIBILIDAD DE RECURSOS	61
5.1.- INTRODUCCION	63
5.2.- METODOS	64
5.3.- RESULTADOS	71
Topografía	71
Vegetación	81
Cobertura de ocultación	125
Biomasa vegetal disponible y calidad nutricia del matorral	133
5.4.- CONCLUSIONES	135
CAPITULO 6. DINAMICA POBLACIONAL Y ORGANIZACION SOCIAL	137
6.1.- INTRODUCCION	139
6.2.- METODOS	144
6.3.- RESULTADOS	150
Densidad relativa	150
Estructura de la población y parámetros reproductivos	153
Ciclo reproductor	154
Organización social	157
6.4.- DISCUSION	161
6.5.- CONCLUSIONES	169

CAPITULO 7. AREAS DE CAMPEO Y ORGANIZACION ESPACIAL	171
7.1.- INTRODUCCION	173
7.2.- METODOS	178
7.3.- RESULTADOS	182
Areas de campeo	182
Organización espacial	193
7.4.- DISCUSION	199
7.5.- CONCLUSIONES	204
CAPITULO 8. USO Y SELECCION DEL HABITAT	209
8.1.- INTRODUCCION	211
8.2.- METODOS	212
8.3.- RESULTADOS	218
Distribución de la población	218
Selección de hábitat	219
Distancia a puntos de agua	222
Zonificación de la calidad potencial del hábitat en la RPNG.	224
8.4.- DISCUSION	239
8.5.- CONCLUSIONES	243
CAPITULO 9. RITMOS DE ACTIVIDAD	245
9.1.- INTRODUCCION	247
9.2.- METODOS	250
9.3.- RESULTADOS	254
Tiempo total de actividad y Patrón de actividad circadiano	254
Sincronización interindividual	258
Periodos de actividad y reposo	259
9.4.- DISCUSION	262
9.5.- CONCLUSIONES	267
DISCUSION GENERAL	269
CONCLUSIONES GENERALES	277
BIBLIOGRAFIA	285

RELACION DE TABLAS CITADAS EN EL TEXTO

Tabla 2.1.- Distribución mensual de las precipitaciones (mm/m ²) en las principales localidades del PNG.	15
Tabla 2.2.- Temperaturas (°C) e índices bioclimáticos para tres de las principales localidades situadas en el PNG	15
Tabla 2.3.- Interés florístico del PNG en comparación con otras áreas mediterráneas meridionales	18
Tabla 2.4.- Elementos fitogeográficos de la flora del PNG	19
Tabla 3.1.- Densidad de las poblaciones de corzo a lo largo de su área de distribución.	29
Tabla 3.2.- Densidades relativas de corzo y ciervo en la Sierra de Cádiz	30
Tabla 3.3.- Variación del tamaño corporal (media y rango) en corzos adultos (edad superior a dos años) en distintas poblaciones europeas que ocupan hábitats forestales.	31
Tabla 3.4.- Dieta del corzo en la Sierra de Cádiz.	40
Tabla 4.1.- Campañas de trampeo efectuadas en la RPNG y resultados obtenidos.	47
Tabla 4.2.- Ejemplares de corzo capturados en la RPNG.	49
Tabla 4.3.- Efectividad de los sistemas de trampeo utilizados para capturar corzos en la RPNG.	50
Tabla 4.4.- Ejemplares equipados con un radioemisor, periodo de seguimiento, área de captura y equipo técnico utilizado.	53
Tabla 4.5.- Medidas corporales de los ejemplares seguidos por radio-rastreo.	53
Tabla 5.1.- Tipos de estructuras de vegetación presentes en la RPNG.	67
Tabla 5.2.- Diámetro máximo medio (\pm ET, en cm) para algunas de las principales leñosas de cada estrato en la RPNG.	70
Tabla 5.3.- Relaciones entre los factores topográficos en la RPNG.	72
Tabla 5.4.- Superficie ocupada (en porcentaje) dentro de la RPNG por los estratos de vegetación leñosa en relación con las clases de cobertura.	81
Tabla 5.5.- Relaciones entre la estructura de la vegetación y los factores topográficos.	82
Tabla 5.6.- Especies vegetales predominantes en la vegetación leñosa de la RPNG.	91
Tabla 5.7.- Relaciones entre el número de especies de leñosas (NL) y los factores topográficos.	101
Tabla 5.8.- Relaciones entre la estructura de la vegetación y el número de leñosas en la RPNG.	101
Tabla 5.9.- Especies dominantes en los estratos arbóreo y arbustivo y porcentaje de superficie de la RPNG sobre la cual han aparecido como dominantes.	113

Tabla 5.10.- Relaciones entre las comunidades vegetales y los factores topográficos.	119
Tabla 5.11.- Relaciones entre las comunidades vegetales y la estructura de la vegetación.	120
Tabla 5.12.- Relaciones entre las comunidades vegetales y el número de especies de leñosas.	120
Tabla 5.13.- Patrón de floración y de fructificación de las especies leñosas predominantes en la RPNG.	124
Tabla 5.14.- Bloqueo visual (BV) y cobertura de ocultación (COc) para cérvidos en la RPNG, medido como porcentaje de superficie.	125
Tabla 5.15.- Relaciones entre la cobertura de ocultación (COc) y los factores topográficos.	126
Tabla 5.16.- Relaciones entre la cobertura de ocultación (COc) y la vegetación (estructura, número de especies y comunidades).	127
Tabla 5.17.- Calidad nutricia del matorral mediterráneo en función de la edad de la planta.	133
Tabla 6.1.- Tamaño estimado de la población de corzos de la RPNG (1991).	152
Tabla 6.2.- Índices reproductivos de la población de corzos de la RPNG (1990- 1992).	154
Tabla 6.3.- Frecuencia (en porcentaje) de tamaños de grupo por estación.	157
Tabla 6.4.- Porcentaje de ejemplares adultos solitarios para cada clase de sexo.	159
Tabla 6.5.- Frecuencia estacional de los tipos de grupo según su composición.	159
Tabla 7.1.- Prueba de homogeneidad de la muestra entre ejemplares	180
Tabla 7.2.- Tamaño del área total (Ha) ocupado por cada uno de los ejemplares seguidos en la RPNG.	182
Tabla 7.3.- Tamaño medio (\pm ET) del área de campeo estacional (Ha) para cada uno de los sexos.	184
Tabla 7.4.- Tamaño de las áreas nucleares (Ha).	187
Tabla 7.5.- Tamaño porcentual del área nuclear (ANU) en relación con el tamaño del área de campeo estacional (ACE).	187
Tabla 7.6.- Zona de campeo diario (ZAD) recorrida en cada estación.	188
Tabla 7.7.- Proporción del área de campeo estacional recorrida durante el campeo diario (ZAD/ACE), por estaciones.	189
Tabla 7.8.- Resultados del análisis de la varianza en la relación ZAD/ACE en función del ejemplar, sexo, estación y año.	189
Tabla 7.9.- Fidelidad en la ubicación geográfica del ACE en estaciones sucesivas (FidACE).	190
Tabla 7.10.- Fidelidad en la ubicación de las áreas nucleares en estaciones sucesivas (FidANU).	191
Tabla 7.11.- Fidelidad en la ubicación del centro de actividad (CA) en estaciones	

sucesivas.	191
Tabla 7.12.- Relaciones espaciales entre pares de ejemplares en la RPNG.	194
Tabla 7.13.- Coeficientes de correlación de Spearman entre los parámetros utilizados en la evaluación de las relaciones espaciales entre los ejemplares seguidos en la RPNG.	196
Tabla 7.14.- Relaciones espaciales entre pares de ejemplares. Resultados del análisis de la varianza en función de la estación y el sexo.	197
Tabla 7.15.- Solapamiento interindividual entre áreas de campeo. Datos en porcentaje, por estaciones y sexos.	198
Tabla 7.16.- Distancias interindividuales entre centros de actividad (DmCA) y localizaciones simultáneas (DisLOC), para pares de ejemplares, en función del sexo y de la estación.	198
Tabla 8.1.- Variables descriptoras del hábitat y categorías definidas para la estimación de la disponibilidad de hábitat en la RPNG. Descripción detallada en el	213
Tabla 8.2.- Análisis de la bondad de ajuste al modelo (basado en la regresión logística) para los efectos de las variables descriptoras del hábitat sobre la presencia de corzo en los muestreos	218
Tabla 8.3.- Coeficientes y errores estándares para el modelo ajustado a los datos de presencia de corzo en la RPNG.	219
Tabla 8.4.- Disponibilidad, uso e índices de selección para diferentes descriptores del hábitat en la RPNG.	220
Tabla 8.5.- Distancias medias (\pm ET) estacionales de las localizaciones de cada ejemplar al punto con agua permanente más cercano.	222
Tabla 8.6.- Análisis de la variabilidad en la distancia de las posiciones de los corzos radiomarcados al punto con agua permanente más cercano en función del ejemplar y de la estación.	222
Tabla 8.7.- Número de celdillas de la RPNG que presentan cada valor de los índices ICH e ICS.	225
Tabla 8.8.- Adscripción de las celdillas a cada clase de calidad potencial de hábitat en función de los índices ICH e ICS.	226
Tabla 9.1.- Tiempo total de actividad (media y ET) para cada uno de los ejemplares seguidos en cada estación.	255
Tabla 9.2.- Resultados del análisis de la varianza del tiempo total de actividad en función del ejemplar y de la estación.	255
Tabla 9.3.- Sincronización interindividual en la actividad circadiana.	260
Tabla 9.4.- Número de períodos de actividad (N.act) y de reposo (N.rep) y duración (min.) para los corzos en la RPNG.	261

RELACION DE FIGURAS CITADAS EN EL TEXTO

Figura 2.1.- Situación del Parque Natural "Sierra de Grazalema" en la Península Ibérica.	12
Figura 2.2.- Diagrama ombrotérmico y balance hídrico del suelo para el municipio de Grazalema	16
Figura 2.3.- Familias predominantes en la flora del Parque Natural "Sierra de Grazalema" (Aparicio y Silvestre 1987).	19
Figura 2.4.- Zonificación del PNG (A.M.A. 1988) y situación de la RPNG en su interior.	23
Figura 3.1.- Distribución del corzo en Europa (según Gill 1990).	27
Figura 3.2.- Distribución del corzo en España (Braza <i>et al.</i> 1994a).	28
Figura 3.3.- Contribución de los biotipos vegetales a la dieta del corzo en España (tomado de Fandos <i>et al.</i> 1987).	39
Figura 4.1.- Reconocimiento de sexos en corzo (tomado de Braza <i>et al.</i> 1994a).	44
Figura 4.2.- Situación de las zonas de captura en la RPNG.	48
Figura 4.3.- Número de orientaciones empleado para establecer las coordenadas de situación de los ejemplares de corzo radiomarcados en la RPNG.	56
Figura 5.1.- Distribución en la superficie de la RPNG de las especies vegetales con consistencia leñosa. Datos en porcentaje, para el estrato subarbustivo.	102
Figura 5.2.- Distribución en la superficie de la RPNG de las especies vegetales con consistencia leñosa. Datos en porcentaje, para los estratos arbustivo y arbóreo.	104
Figura 5.3.- Densidad para las principales especies (aquellas cuya área de distribución es superior al 10%) de leñosas en la RPNG.	105
Figura 5.4.- Densidad para las principales especies (aquellas cuya área de distribución es superior al 10%) de leñosas en la RPNG.	106
Figura 5.5.- Variación anual del número de especies de la fracción leñosa en flor y fruto, expresado como porcentaje del número máximo de especies.	123
Figura 5.6.- Biomasa vegetal disponible (expresada como porcentaje respecto del total del volumen de la planta) en el ramón nuevo (brotes del año) y en el ramón viejo, para algunas de las principales especies de la RPNG (Soriguer <i>et al.</i> , inédito).	134
Figura 6.1.- Principio del muestreo de densidad mediante el transecto lineal (tomado de Braza <i>et al.</i> 1994b)	146
Figura 6.2.- Situación del carril de censo en la RPNG.	146

Figura 6.3.- Relación entre el porcentaje de contactos (observaciones independientes de un corzo aislado o de un grupo) mensual y la distancia perpendicular a la línea de progresión. Itinerarios de censo en la RPNG (1991).	151
Figura 6.4.- Número de contactos/mes. Itinerarios de censo en la RPNG (1991).	151
Figura 6.5.- Ubicación del rango de densidad de la población de corzo de Grazalema (GRA) en el conjunto de la especie.	152
Figura 6.6.- Estructura de la población de corzo en la RPNG.	153
Figura 6.7.- Distribución (quincenal y acumulativa) de los avistamientos de crías con pelaje moteado entre los meses de abril y junio en la RPNG.	156
Figura 6.8.- Ciclo reproductor del corzo en Grazalema.	156
Figura 6.9.- Proporción estacional de ejemplares solitarios (EJ1), en grupos de dos (EJ2) y en grupos de tres o cuatro (EJ3/4).	158
Figura 6.10.- Distribución estacional de la contribución de cada categoría (%) a las asociaciones consideradas.	160
Figura 7.1.- Disposición de las áreas de campeo totales de los ejemplares seguidos por radio-rastreo en la RPNG.	183
Figura 7.2.- Disposición fragmentada del área de campeo estacional (Macho 02, octubre 1990 a enero 1991).	185
Figura 7.3.- Fragmentación del área nuclear en las hembras H04 y H08.	186
Figura 7.4.- Disposición de los centros de actividad estacionales de los ejemplares seguidos en la RPNG.	192
Figura 8.1.- Distribución estacional de las posiciones de los ejemplares radiomarcados en relación con la situación de los puntos de agua permanentes en la RPNG.	223
Figura 9.1.- Situación de las fases del ciclo diario (alba, diurna, ocaso y nocturna) a lo largo del año	253
Figura 9.2.- Distribución del tiempo de actividad entre las fases del ciclo de 24 horas, por ejemplar y estación.	257
Figura 9.3.- Patrón de actividad circadiano para cada uno de los ejemplares estudiados.	258
Figura 9.4.- Patrón de actividad circadiano en días consecutivos registrado en la H04 (agosto 1990) y M03 (octubre 1990).	259
Figura 9.5.- Patrón de actividad circadiana para ejemplares y sincronización para un mismo día.	260
Figura 9.6.- Frecuencias de duración de los períodos de actividad y de reposo.	261
Figura 9.7.- Frecuencia relativa de inicio de los períodos de actividad y de reposo en el día	263

RELACION DE MAPAS CITADOS EN EL TEXTO

Mapa 5.1.- Rangos de altitud en la RPNG	73
Mapa 5.2.- Rangos de pendiente en la RPNG.	75
Mapa 5.3.- Exposiciones de la RPNG.	77
Mapa 5.4.- Perfil topográfico de la RPNG. R	79
Mapa 5.5.- Distribución de la cobertura del estrato subarbusivo (altura inferior a un m) en la RPNG.	83
Mapa 5.6.- Distribución y cobertura del estrato arbustivo (altura entre 1-3 m) en la RPNG.	85
Mapa 5.7.- Distribución y cobertura del estrato arbóreo (altura superior a tres m) en la RPNG.	87
Mapa 5.8.- Estructura de la vegetación en la RPNG	89
Mapa 5.9.- Número de especies de leñosas por Ha en la RPNG	93
Mapa 5.10.- Número de especies de leñosas por Ha en la vegetación subarbusiva de la RPNG.	95
Mapa 5.11.- Número de especies de leñosas por Ha en la vegetación arbustiva de la RPNG.	98
Mapa 5.12.- Número de especies de leñosas por Ha en la vegetación arbórea de la RPNG.	99
Mapa 5.13.- Distribución de la abundancia relativa de leñosas subarbusivas en la RPNG (% de superficie).	107
Mapa 5.14.- Distribución de la abundancia relativa de leñosas arbustivas en la RPNG (% de superficie).	109
Mapa 5.15.- Distribución de la abundancia relativa de leñosas arbóreas en la RPNG (% de superficie).	111
Mapa 5.16.- Comunidades vegetales en la RPNG (definición en el texto).	121
Mapa 5.17.- Bloqueo visual para cérvidos en la RPNG	129
Mapa 5.18.- Cobertura de ocultación (COc) para cérvidos en la RPNG	131
Mapa 8.1.- Gradiente de calidad potencial del hábitat para el corzo en función del índice ICH, estimado a partir de la respuesta de selección hacia los 16 descriptores del hábitat definidos en la RPNG.	227
Mapa 8.2.- Zonificación de la calidad del hábitat para el corzo en la RPNG (estimada mediante el índice ICH).	229
Mapa 8.3.- Gradiente de calidad potencial del hábitat para el corzo en función del índice ICS, estimado a partir de la respuesta de selección hacia los principales descriptores del hábitat definidos en la RPNG	231

Mapa 8.4.- Zonificación de la calidad del hábitat para el corzo en la RPNG (estimada mediante el índice ICS).	233
Mapa 8.5.- Distancia en la clasificación de las celdillas (medida como número de posiciones interpuestas) en función del gradiente de calidad estimado mediante el índice ICH o del estimado mediante el índice ICS.	235
Mapa 8.6. Zonificación comparada de la calidad del hábitat en la RPNG en función de los índices ICH e ICS.	237

RELACION DE ANEXOS CITADOS EN EL TEXTO

..... 206

ANEXO 7.1.- Tamaño medio (Ha) del área de campeo estacional (ACE) para cada uno de los ejemplares seguidos. 206

ANEXO 7.2.- Tamaño medio (Ha) del área nuclear (ANU) y porcentaje que supone respecto al área estacional (ANU/ACE) para cada uno de los ejemplares seguidos. 206

ANEXO 7.3.- Tamaño medio (Ha) de la zona de campeo diario (ZAD) para cada uno de los ejemplares 207

ANEXO 7.4.- Porcentaje del área de campeo estacional recorrida diariamente (ZAD/ACE) para cada uno de los ejemplares seguidos. 207

ANEXO 7.5.- Fidelidad en la ubicación y utilización del área de campeo. 208

CAPITULO 1. INTRODUCCION

Los atributos de un organismo son el resultado de aptaciones (véase Gould y Vrba, 1982), es decir, adaptaciones y exaptaciones que le capacitan para sobrevivir y reproducirse frente a las innumerables contingencias que le rodean (Futuyma 1986, Ridley 1993).

Cada uno de un gran conjunto de factores afecta a la capacidad de una especie para sobrevivir y reproducirse, y por lo tanto determina en parte si ésta es capaz de persistir en una localidad particular. Se pueden representar estos factores ambientales como si actuaran en un espacio multidimensional, correspondiendo un eje a cada uno de ellos (p.e. Hutchinson 1957 y 1978). Esta concepción permite definir desde un punto de vista teórico el conjunto de espacios en los cuales la especie puede sobrevivir, lo que se ha denominado el nicho ecológico fundamental. El concepto de nicho ecológico, mencionado inicialmente por Grinnell (1917), pasó rápidamente a integrarse entre los más importantes dentro de la Ecología, posición que sigue manteniendo actualmente (revisión en Cherret 1989). Este interés posibilitó una importante evolución en su definición (Grinnell 1917, Elton 1927, Hutchinson 1957 y 1978, MacArthur y Levins 1967, Levins 1968, MacArthur 1968, Pianka 1969, Vandermeer 1972, May 1974, Schoener 1974), no exenta de críticas, dirigidas inicialmente hacia la confusión habitual entre "nicho" y "hábitat" (p.e. Whitaker *et al.* 1973 y 1975) y más recientemente hacia las limitaciones del concepto, principalmente en lo referente a la generalización de la teoría y a su aplicación a las poblaciones vegetales (revisión en Schoener 1989). En la perspectiva moderna, la teoría del nicho "realizado" se enfoca hacia los sistemas en los que predomina la competencia por los recursos, incluyendo en su ámbito los cambios en las características del nicho realizado por una especie particular de una comunidad a otra (Giller 1984, Schoener 1989).

Determinados atributos de una especie la capacitan, en su conjunto, para hacer frente a los grandes acontecimientos de su ambiente: clima, hábitat, dieta. Las adecuaciones del comportamiento (que pueden ser experimentadas a nivel local en respuesta a determinantes o condicionantes igualmente locales) se manifiestan en la forma de utilización de los recursos (p.e. patrones de uso del espacio, del tiempo, preferencia de hábitat, etc.), y también en su variación a lo largo del tiempo (habitualmente en respuesta a una variación similar en el recurso, normalmente de tipo estacional). Son las que capacitan a la población concreta o al animal individual a satisfacer en el día a día sus requerimientos vitales (agua, alimento, protección climática y refugio contra predadores) y posibilitan su reproducción (Geist 1981 y 1982, Southwood 1988). El estudio de la forma en que se satisfacen tales requerimientos puede

informar acerca de la "estrategia" que ha adoptado la población bajo unas circunstancias determinadas.

Los límites en el área de distribución de la mayoría de las especies vegetales están determinados climáticamente, por lo que cabe esperar que grandes cambios en el clima produzcan grandes variaciones en la combinación de especies vegetales presentes en un área particular. Estas variaciones determinan que el hábitat sea a su vez uno de los principales factores limitantes en la distribución geográfica de las especies animales, si no el más importante (MacArthur 1972, Endler 1977, Futuyma 1986, Blondel 1985 y 1986, Ridley 1993). Dentro de su área geográfica, la distribución y las características de una especie son desiguales, como consecuencia de la variación espacial de las características físicas, de la disponibilidad de los recursos y por la presencia de otras especies que pueden actuar como potenciales competidores, depredadores o parásitos (Brown y Orians 1979, Waser y Wiley 1979, Krebs 1978, Brown y Gibson 1983), sin olvidar el papel de la historia y del hombre. Ello determina que la información adquirida sobre una especie en las zonas centrales de su área de distribución pueda no ser necesariamente aplicable de forma directa a las poblaciones de áreas limítrofes (MacArthur 1972, Endler 1977, Blondel 1986). La diferenciación regional se produce incluso en ausencia de barreras para la deriva genética y en ausencia de cambios espaciales bruscos en el clima. El aislamiento por la distancia es tan importante en la promoción del desarrollo de divergencias geográficas y especiación como las barreras físicas (revisión en Endler 1977).

Los organismos se adecúan, mediante adaptaciones y ajustes ecológicos, al rango de variación ambiental en que se desarrollan. La aclimatación fisiológica y la modificación del comportamiento (incluyendo el aprendizaje) están entre las formas bajo las cuales el fenotipo del animal puede cambiar para responder a las variaciones ambientales (Futuyma 1986).

En cualquier lugar, la densidad y persistencia de la población de una especie depende de su capacidad para incrementar su número y de los factores que limitan su abundancia (p.e. Botkin *et al.* 1981). Las condiciones ambientales inciden en la reproducción de los mamíferos (revisión en Bronson 1989), por lo que la estrategia reproductiva de una especie puede variar ampliamente entre las diferentes poblaciones que la componen, debido a que los ambientes en los cuales se desarrollan dichas poblaciones también pueden diferir enormemente en respuesta a la variación en las condiciones ambientales en que se desarrollan.

La estrategia de adecuación de una población a su ambiente queda de manifiesto estudiando la variación de la tasa de supervivencia de la población y su potencial reproductivo. Ambos factores quedan parcialmente condicionados por la estrategia de utilización de los recursos de que dispone dicha población, como se ha puesto de manifiesto repetidamente en los ungulados (p.e. Jarman 1974, Leuthold y Leuthold 1975, Nichols 1978, Anderson 1979, Baharav 1983, Fandos 1989).

La forma en que los recursos se distribuyen y están disponibles en el tiempo y en el espacio puede representar una importante presión de selección sobre la eficiencia en el comportamiento de búsqueda ("searching behaviour", Bell 1991), definido como un movimiento activo por el cual un animal intenta encontrar recursos (revisión en Bell 1991). Dado que estos recursos son esenciales para el crecimiento, desarrollo y mantenimiento de un individuo y para asegurar la aportación del mismo a las futuras generaciones, la búsqueda eficaz y la valoración precisa de los recursos es crucial para las posibilidades de supervivencia de un individuo y para su éxito reproductivo.

Un buen ejemplo de amplia distribución geográfica y consiguiente adecuación a un amplio rango de variabilidad ambiental lo constituye el corzo europeo (*Capreolus capreolus* L., 1758). Este cérvido, uno de los más extendidos y más abundantes en Europa, se caracteriza por ocupar los principales tipos de medios naturales que aparecen en dicho continente (p.e. Boisaubert y Boutin 1988, Trense 1989, Gill 1990, Kurt 1991, Maublanc *et al.* 1991, Braza *et al.* 1994a). Además, ha colonizado con éxito ambientes modificados, derivados de las actuaciones humanas (paisajes agrícolas y repoblaciones silvícolas) (p.e. Kaluzinski 1972, Turner 1987, Cibien *et al.* 1989b, Homolka 1991).

La amplitud del área ocupada por la especie y la diversidad de los biotopos que coloniza está en relación directa con la existencia de una alta variabilidad tanto morfológica como ecológica entre las distintas poblaciones. Esto se ha traducido en la aparición de diferentes ecotipos o formas locales (p.e. Reimoser 1986, Aragón *et al.* 1995a). En general, este cérvido se considera una especie ubicua con elevada adaptabilidad ecológica y capacidad colonizadora (Pielowski 1970, Stubbe y Passarge 1979, Lehman y Sagesser 1986), caracterizándose por una gran plasticidad genética (Hartl *et al.* 1991, Baskevitch y Danilkin 1992), morfológica (Zima *et al.* 1989, Fandos y Reig 1993), ecológica (Lehmann 1985, Maublanc 1991) y comportamental (Maublanc 1986, Cibien *et al.* 1989a, Vincent y Bideau 1992).

Se puede considerar una especie bastante estudiada en las zonas centrales de su área de distribución, dominadas por coníferas y/o caducifolias características del bosque

templado europeo (p.e. Andersen 1953, Kurt 1968, Strandgaard 1972, Ellenberg 1978, Dzieciolowski 1979, Kaluzinski 1982a, Frúzinski y Labudzki 1982a, Pielowski y Bresinski 1982, Staines y Ratcliffe 1987, Blant 1987a, Gaillard 1988, Maublanc *et al.* 1991, Costa 1992a). Sin embargo, llama la atención la escasez de información acerca de la ecología de la especie en los ecosistemas mediterráneos propios del límite meridional de su área de distribución.

El clima mediterráneo, aparecido durante el Pleistoceno (Axelrod 1973), es propio de cinco zonas de la Tierra: la ribera del mar Mediterráneo, California, Chile Central y amplias zonas de las costas oeste de Sudáfrica y Australia. Los rasgos definitorios básicos que comparten las citadas zonas son la concentración de lluvia fuera del periodo estival y la ausencia de inviernos fríos (Aschmann 1973). Las similitudes entre las cinco zonas se reflejan, además de en el tipo de clima, en la fisionomía de la vegetación, la distribución de los usos del suelo y en el aspecto del paisaje (revisión en Di Castri y Mooney 1973).

A diferencia del resto de las regiones de la zona templada, el contraste entre inviernos suaves y húmedos y veranos secos y calurosos determina que, en los ecosistemas mediterráneos, el crecimiento vegetativo esté completamente suspendido durante el verano (Raven 1973). La concentración de la lluvia en primavera es más adecuada para el crecimiento vegetal por la menor evaporación y toda la vegetación está sometida en esta región climática a una situación de estrés hídrico en verano. No es extraño, por consiguiente, que la vegetación leñosa mediterránea típica esté dominada por árboles y arbustos esclerófilos y perennifolios (Raven 1973, Herrera 1984).

El objetivo general de la presente memoria es el estudio de la estrategia vital y la forma de adecuación al ambiente que muestra el corzo en un hábitat forestal mediterráneo, La Sierra de Grazalema (Cádiz), que constituye el límite meridional del área de distribución de la especie. De acuerdo con los postulados clásicos de la biogeografía evolutiva (revisión en Blondel 1986), la hipótesis de partida se basa en considerar en principio a Grazalema como un hábitat subóptimo respecto a los requerimientos de la especie en el cual la población pervive merced al desarrollo de una estrategia particular de adecuación al ambiente. Esta adecuación debe manifestarse fundamentalmente a nivel de la reproducción, de acuerdo con la idea de que la que la tasa de reproducción es más elevada en el interior del área de distribución de una especie que en los límites (Grinnell 1943, MacArthur 1972, Endler 1977), y debe verse matizada o condicionada por el comportamiento de búsqueda de los recursos. Por lo tanto, el enfoque del estudio se va a centrar en dos cuestiones principales: (1) el análisis

de la demografía y biología reproductiva de la población y (2) la ecología espacio-temporal en relación con la disponibilidad de recursos.

El estudio se inicia con una somera revisión descriptiva de la Sierra de Grazalema (Capítulo 2) y con exposiciones detalladas acerca del estado actual de conocimientos sobre la biología básica de la especie (Capítulo 3) y de la metodología general empleada (Capítulo 4). A continuación el estudio se centra de forma pormenorizada en dos aspectos principales: (1) el análisis de la demografía y biología reproductiva de la población (Capítulo 5) y (2) la ecología espacio-temporal de la población en relación con la disponibilidad de recursos [áreas de campeo y organización espacial, Capítulo 7; uso y selección del hábitat, Capítulo 8; ritmos de actividad, Capítulo 9]. Una discusión general centrada en las particularidades de la ecología y el comportamiento del corzo en Grazalema cierra el estudio.

En cuanto a la forma, el estudio se ha estructurado en capítulos independientes, cada uno con su correspondiente introducción y planteamiento de objetivos concretos, metodología, resultados y discusión. Un breve resumen con las conclusiones parciales obtenidas cierra cada uno de los capítulos. Las tablas, las figuras y los mapas se han intercalado en el texto. Se ha optado por agrupar la bibliografía al final de la Tesis, puesto que varias referencias son citadas en diferentes capítulos. La información complementaria ha sido expuesta en forma de anexos al final de cada capítulo. Con este diseño se ha pretendido que cada apartado pueda tener entidad propia para favorecer su consulta de forma independiente, a la vez que posibilitar una lectura directa de la memoria.

CAPITULO 2. AREA DE ESTUDIO

La Sierra de Grazalema, declarada Parque Natural en 1984 (en adelante, PNG), abarca 52.000 Ha. Sus límites naturales son los valles del río Guadalete al nordeste y del río Gadares al este; la depresión de Ronda al sudeste; el río Guadiaro al sur; y la cuenca del Majaceite, a través de sus afluentes Ubrique y El Bosque, al oeste. Incluye total o parcialmente a los municipios de Zahara de la Sierra, Grazalema, El Gastor, Villaluenga del Rosario, Benaocaz, Ubrique, el Bosque y Prado del Rey, en la provincia de Cádiz; Benaolán, Montejaque, Cortes de la Frontera, Jimena de Líbar y Ronda, en la provincia de Málaga. Como comarca, queda individualizada frente a las Sierras de Algodonales y Olvera (norte), la Campiña de Jerez (oeste), la Serranía de Ronda (este) y, al sur, la Sierra del Aljibe.

Dada su disposición preferentemente transversal, se pueden individualizar los siguientes macizos de noroeste a sureste: Sierra del Labradillo, S. Margarita, S. de Zafalgar y S. del Pinar (con la máxima altura, el Torreón, con 1654 m), S. del Endrinal y S. del Caíllo, S. de Ubrique y S. de Líbar.

La información que se presenta está basada parcialmente en Bel Ortega y García Lázaro (1990) (geología, red hidrográfica y socioeconomía), Capel Molina (1981), Aparicio y Silvestre (1985) y Asensi y Díez Garretas (1987) (climatología y vegetación) y el Plan de Uso y Protección del Parque Natural de la Sierra de Grazalema (A.M.A. 1988) (situación geográfica). La figura 2.1 esquematiza la situación y la información cartográfica básica del parque natural.

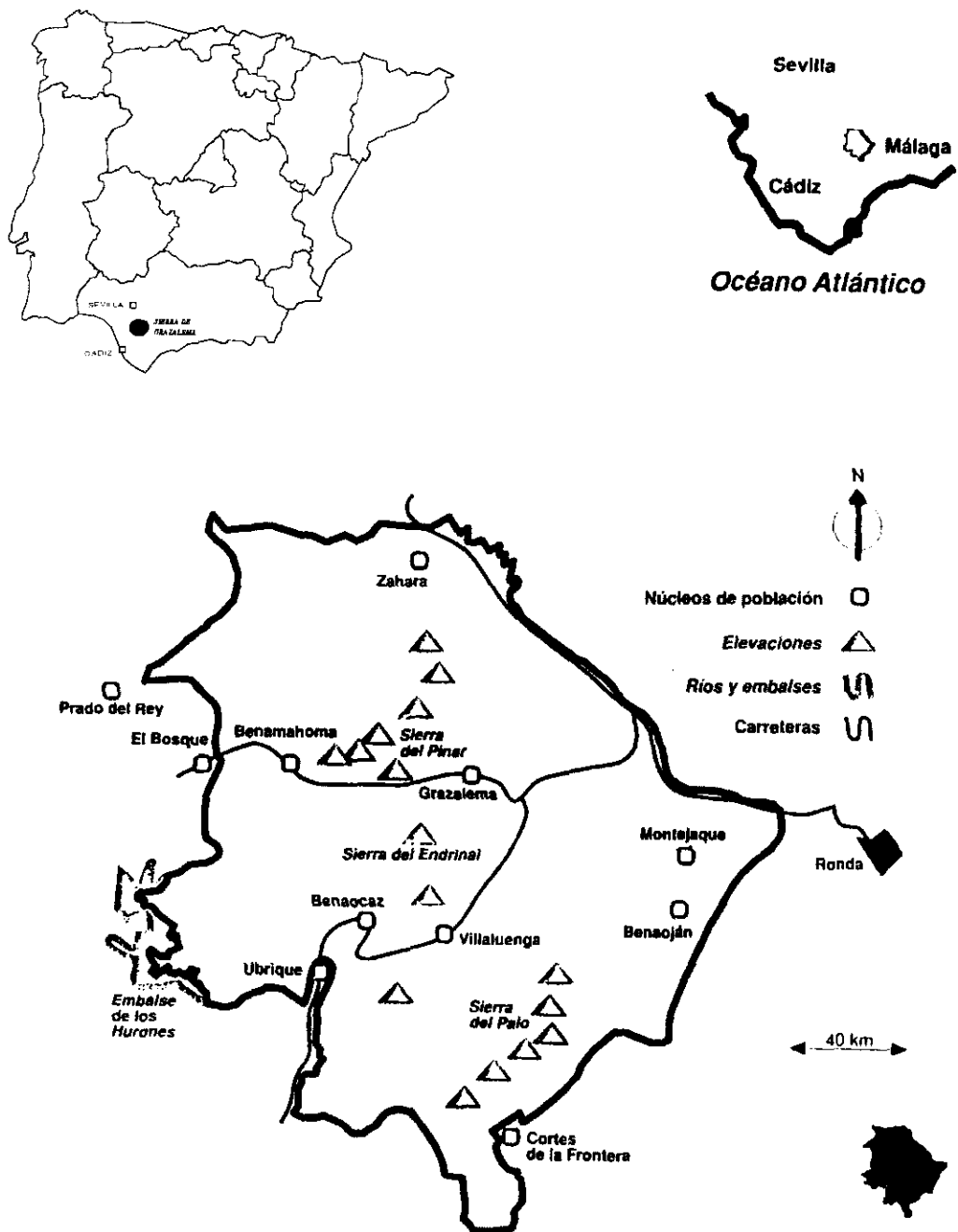


Figura 2.1.- Situación del Parque Natural "Sierra de Grazalema".

Geología

El PNG se sitúa en el contexto geológico de la Cordillera Bética, la más occidental de las formadas durante la orogénesis Alpina (Terciario). En esta sierra confluye la Unidad Subbética con materiales del Mesozoico y Terciario, deformados de manera intensa. En función de las condiciones de sedimentación, se distingue entre el Subbético medio (Sierras del Pinar, Zafalgar y Margarita) y el Subbético externo (Sierras del Endrinal, de Ubrique y de Líbar). Ambos quedan separados por el Corredor del Boyar.

El paisaje destaca por el desarrollo que alcanzan los relieves sobre rocas calizas, por los procesos cársticos y por la existencia de numerosas depresiones cerradas de formas y dimensiones variables (dolinas, uvalas). Los procesos cársticos se localizan fundamentalmente en el Subbético Interno (Sierras del Endrinal, Ubrique y Líbar) donde el espesor de las calizas, su pureza y su estructura geológica de anticlinales encofrados favorecen su desarrollo, presentándose otros puntos donde se ha alcanzado gran notoriedad, como es el caso de Garganta Seca y Garganta Verde en el anfiteatro de la Sierra del Pinar.

Los suelos predominantes son litosuelos (que aparecen en gran parte de las cumbres, barrancos, gargantas y zonas de pronunciadas pendientes, casi desprovistos de vegetación) y otros suelos incipientes como protosuelos o entisoles pobres en humus y horizontes no definidos de manera nítida (en pendientes y laderas). Son generalmente de carácter básico, poco desarrollados y evolucionados y muy poco permeables, debido a la presencia de materiales arcillosos.

Red Hidrográfica

La Sierra de Grazalema es el nudo hidrográfico más importante de la provincia de Cádiz. Entre sus componentes destacan el río Guadalete, que drena el sector septentrional, y el Majaceite, que recoge la escorrentía del sector meridional. Son muy importantes los sistemas de aguas subterráneas, destacando los acuíferos de la Sierra de Líjar (22 km² de superficie), de la Sierra de Grazalema (165 km²) y de Líbar-Montejaque (80 km²).

Climatología

La climatología de la Sierra de Grazalema aún características propias del espacio regional mediterráneo (como la ostensible variación en la precipitación, tanto mensual como interanual) con rasgos de influencia atlántica (como el hecho de que la humedad ambiental relativa se mantenga elevada durante todo el año, de acuerdo con un gradiente negativo según aumenta la distancia al mar).

La elevada pluviosidad es el hecho climático más destacado en la Sierra de Grazalema, llegándose a superar los 3.000 mm/m² anuales (p.e. periodo 1995/96). La distribución de las precipitaciones a lo largo del año presenta un patrón claramente mediterráneo, con un periodo lluvioso en invierno y un verano largo y seco (Aparicio y Silvestre 1987). No obstante, el periodo de lluvias se extiende desde octubre hasta abril, fenómeno indicativo de la importante influencia atlántica sobre el área. Suele comprender entre 70 y 80 días con lluvias al año, las cuales a veces se manifiestan con marcada torrencialidad.

Los valores más bajos de precipitación se registran durante los meses de julio y agosto, y no llegan a superar los 5 mm/m² (Tabla 2.1). Diciembre y enero concentran los mayores valores de precipitaciones. Las heladas y las nevadas son poco frecuentes y suelen afectar exclusivamente a las cumbres de la Sierra del Pinar y de la Sierra del Endrinal.

En cuanto a la temperatura, es relevante la ausencia de un invierno frío. Las temperaturas medias anuales están comprendidas entre los 17°C y los 19°C, con una amplitud térmica anual oscilando entre 10°C y 16°C (Tabla 2.2). En verano, agosto es el mes más calido (entre 24°C y 26°C de media).

Tabla 2.1.- Distribución mensual de las precipitaciones (mm/m²) en las principales localidades del P.N. Sierra de Grazalema. L: localidad (1: Zahara de la Sierra; 2: Prado del Rey; 3: Benamahoma; 4: Grazalema; 5: El Bosque; 6: Benaocaz; 7: Villaluenga del Rosario; 8: Ubrique). ALT: altitud. N: periodo de observación (años). E: enero. F: Febrero. Mz: marzo. Ab: abril. My: mayo. Jn: junio. Jl: julio. Ag: agosto. S: septiembre. O: octubre. N: noviembre. D: diciembre. P.A.: precipitación anual media. PAmx: máximo de precipitación anual (1950-1990). PAmn: mínimo de precipitación anual (1950-1990). OM: ombroclima (a: subhúmedo; b: húmedo; c: hiperhúmedo). Elaborado a partir de Aparicio y Silvestre (1987).

L	ALT	N	E	F	Mz	Ab	My	Jn	Jl	Ag	S	O	N	D	P.A.	PAmx	PAmn	OM
1	551	35	142	139	120	105	57	19	0,5	3,0	31	81	106	141	966	1834	562	a
2	483	8	141	133	97	58	65	35	1,0	4,0	44	84	100	117	899	-	-	a
3	460	20	222	191	146	98	67	35	0,6	3,0	31	102	151	202	1349	1699	761	b
4	823	50	349	326	324	179	118	46	4,0	7,0	52	152	250	405	2223	4373	1179	c
5	387	44	145	108	124	70	65	23	0,4	4,0	31	104	93	138	906	1468	527	a
6	753	21	312	247	207	137	110	50	0,5	3,0	44	192	213	249	1766	3200	1384	c
7	570	50	326	292	187	163	90	40	1,5	4,0	53	184	211	196	1858	3650	1000	c
8	342	46	166	181	176	94	73	25	2,0	5,0	41	107	147	172	1209	1990	715	b

Tabla 2.2.- Temperaturas (°C) e índices bioclimáticos para tres de las principales localidades situadas en el PNG. n: periodo de observación (años). M': media máxima del mes más cálido. m: media mínima del mes más frío. M: media máxima del mes más frío. T: temperatura media anual. ETJ: evapotranspiración potencial para el mes de julio. ETA: idem, para agosto. ETP: Evapotranspiración potencial anual. IT: índice de termicidad. P: Piso bioclimático (M:mesomediterráneo; T:termomediterráneo). Definiciones de los índices en Aparicio y Silvestre (1987).

Localidad	n	M'	m	M	T	ETJ	ETA	ETP	IT	P
P. del Rey	9	32,5	5,2	12,9	17,2	150	154	891	353	M
Grazalema	18	30,8	6,1	10,6	15,4	169	158	859	321	M
Ubrique	33	32,6	4,3	16,4	16,5	142	137	839	372	T

La conjunción de las altas temperaturas estivales con la falta de precipitaciones resulta en una prolongada sequía estival (Figura 2.3), rasgo climático característico del espacio regional mediterráneo. Las consecuencias se reflejan en la aridez propia de este periodo y en la estacionalidad en los cursos de agua de la Sierra. Los inviernos lluviosos mantienen las corrientes hasta junio o julio, provocando a veces desbordamientos en los meses de noviembre y febrero. Durante el estío, sólo conservan agua ciertos charcones repartidos a lo largo del cauce. Las masas de aire que con mayor frecuencia afectan a esta zona proceden del anticiclón de las Azores o del norte de Africa. Predominan los vientos fuertes, casi siempre de Levante o Poniente, y son frecuentes los encajonamientos cuando atraviesan valles estrechos y profundos.

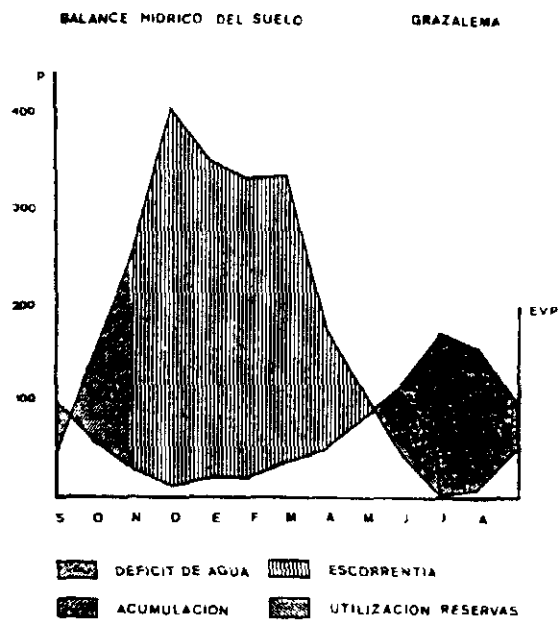
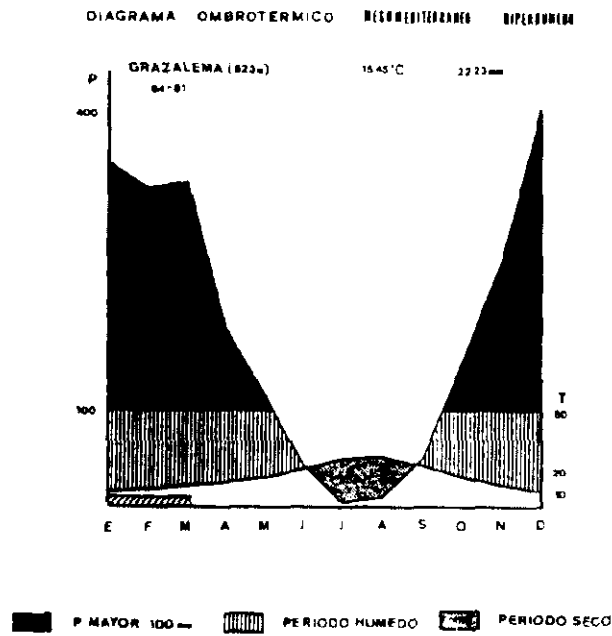


Figura 2.2.- Diagrama ombrotérmico y balance hídrico del suelo para el municipio de Grazalema (tomado de Aparicio y Silvestre, 1987).

Pisos bioclimáticos y Vegetación

Se han descrito tres pisos bioclimáticos en la Sierra de Grazalema (Aparicio y Silvestre 1987, Asensi y Díaz Garretas 1987):

Termomediterráneo, formado por un bosque esclerófilo de acebuche (*Olea europaea sylvestris*), algarrobo (*Ceratonia siliqua*) y lentisco (*Pistacia lentiscus*). Como series sucesionales predominantes, pastizales con lentiscos, acebuches y palmitos (*Chamaerops humilis*) aislados.

Mesomediterráneo, formado por un bosque esclerófilo de encinas (*Quercus rotundifolia*) y alcornoques (*Quercus suber*). En las zonas más húmedas se presenta un bosque marcescente de quejigos (*Quercus faginea* y *Quercus canariensis*). Como series sucesionales predominantes destacan los matorrales con madroño (*Arbutus unedo*), brezo (*Erica spp.*) y mirto (*Myrtus communis*), y los jarales (*Cistus spp.*) con aulagas (*Ulex baeticus*).

Supramediterráneo: formado por un bosque caducifolio de robles melojos (*Quercus robur*) en la Sierra del Aljibe, o de coníferas (pinsapos, *Abies pinsapo*) en La Sierra del Pinar, acompañados de formaciones caducifolias de arces (*Acer monspessulanus*) y serbales (*Sorbus aria*). Como series sucesionales sobre areniscas, aparece un matorral de montaña con robledilla (*Quercus lusitanica*), brecina (*Calluna vulgaris*) y jaras (*Cistus spp.*). En el pinsapar, con sotobosque muy empobrecido, suele aparecer un zarzal (*Rubus ulmifolius*) denso, con especies espinosas tales como rosales (*Rosa spp.*), endrinos (*Prunus spinosa*) y majuelos (*Crataegus monogyna*).

El tipo de vegetación que se desarrolla en un ambiente determinado está ligado a la latitud, la altitud y el nivel de precipitaciones. Mientras en las laderas sobrevive un típico bosque mediterráneo xerofítico, la elevada precipitación invernal hace posible que, en medio de un bosque genuinamente mediterráneo, crezcan especies típicas de bosque húmedo, como el roble (*Quercus robur*), el acebo (*Ilex aquifolium*) y numerosas especies de helechos, en las umbrías y al abrigo de los vientos.

Una estructura de vegetación característica de la Sierra de Grazalema son los "canutos", término utilizado para referirse a las angostas gargantas de las cabeceras de los ríos y a la vegetación que crece en ellas. Es un tipo de bosque de ribera, recuerdo de la formación de laurisilva que ocupó estas áreas durante el Mioceno, que se ve favorecido por el microclima de humedad permanente. La densa vegetación de árboles y arbustos reúne condiciones de refugio y sustento para la fauna autóctona, sobre todo durante la época estival.

Interés florístico del PNG

Desde el punto de vista botánico, la Sierra de Grazalema es el espacio más importante de Andalucía Occidental y uno de los principales en la Península Ibérica (Tabla 2.3). Dentro del Parque Natural, la reserva integral se configura como el núcleo botánico principal, con mención especial al bosque relictivo de *Abies pinsapo*.

Tabla 2.3.- Interés florístico del PNG en comparación con otras áreas mediterráneas meridionales (tomado de Aparicio y Silvestre 1987).

Lugar	Nº especies	Superficie (km²)
Sierra de Grazalema	1.279	700
Sierra de Aracena	950	1.008
Subbéticas Cordobesas	937	1.362
Subbéticas Sevillanas	883	1.300
Andalucía Occidental	2.300	45.189
España	5.250	504.783

Se han inventariado 1.279 especies y 1.353 taxones, incluyendo subespecies, variedades e híbridos, con una representación muy elevada de plantas superiores. Los pteridofitos suponen el 1,5%, las gimnospermas el 0,2%, las dicotiledóneas el 77,5% y las monocotiledóneas el 20,6%. En cuanto a la procedencia, el 70% de la flora del PNG está formada principalmente por elementos mediterráneos (Tabla 2.4).

Tabla 2.4.- Elementos fitogeográficos de la flora del PNG (Aparicio y Silvestre 1987).

Amplia distribución	9,4%	
Paleotemplados	5,8%	
Eurosiberianos	4,9%	
Euromediterráneos	7,8%	
Neófitos	2,0%	
Mediterráneos	70,0%	
Latemediterráneos		22,7%
Circunmediterráneos		10,5%
Mediterr.-Atlánticos		13,7%
Ibero-Mauritanos		14,6%
Ibéricos		8,5%
Ibéricos sensu stricto		5,0%
Béticos		2,8%
Rondeños		0,6%
Locales		0,1%

Las herbáceas constituyen más del 70% del total de las especies citadas, predominando las de ciclo anual (65%) frente a las perennes (30%) y bianuales (5%). Las familias predominantes son Asteraceae (con 165 especies presentes), Fabaceae (161 spp.) y Poaceae (128 spp. Figura 2.4). Los géneros más representados son *Trifolium spp.* (28 taxones), *Silene spp.* (22 taxones) y *Galium spp.*, *Medicago spp.* y *Vicia spp.* con 17 taxones (Aparicio y Silvestre 1987, Talavera y Herrera 1987).

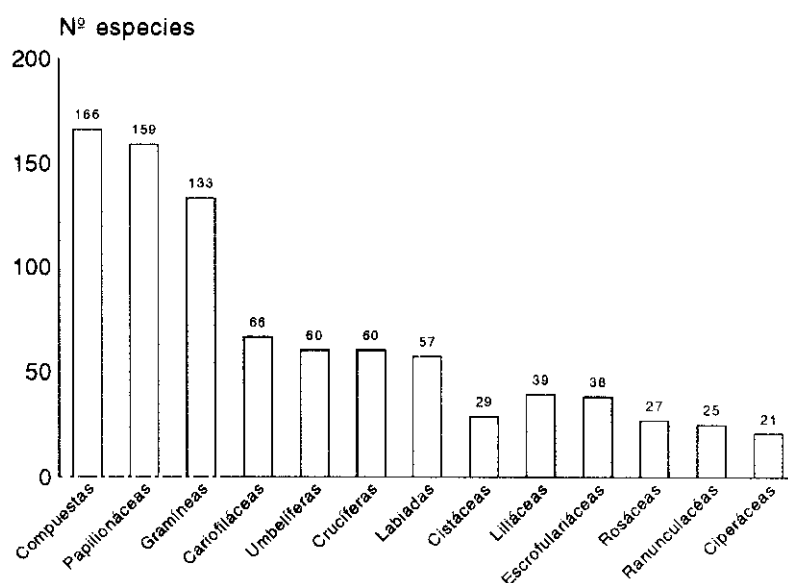


Figura 2.3.- Familias predominantes en la flora del Parque Natural "Sierra de Grazalema" (Aparicio y Silvestre 1987).

Entre las especies más relevantes hay que destacar los dos endemismos locales de la Serranía de Grazalema (la amapola *Papaver rupifragum* y el matagallo híbrido *Phlomis x margaritae*), así como otros elementos endémicos de la Serranía de Ronda presentes en el PNG: *Arenaria arudana*, *Erysimum rondae*, *Saxifraga boissieri*, *Ononis saxicola*, *Erodium recoderi*, *Linaria platycalix*, *Carduus rivasgodayanus*, *Avenula gervaisii* subsp. *arundana* y, sobre todo, el pinsapo, *Abies pinsapo*.

Fauna importante en relación con el corzo.

Entre los ungulados del bosque mediterráneo destacan, además del corzo, el ciervo (*Cervus elaphus*) y la cabra montés (*Capra pyrenaica*). Se han introducido recientemente muflones (*Ovis musimon*) y gamos (*Dama dama*) en núcleos dispersos del sur de la provincia.

El ciervo se ha venido reintroduciendo con profusión a lo largo de este siglo. La cabra montés se concentra en pequeños núcleos poblacionales en las Sierras de Líbar y en la Sierra de Zafalgar. Los núcleos principales de muflón se encuentran en los Montes Propios de Jerez y en la finca "La Almoraima". Los gamos, introducidos también en esta última finca, están desarrollando, a partir de individuos escapados, un núcleo independiente en la Sierra del Aljibe, cerca del límite meridional del PNG.

Es notoria la ausencia de jabalíes. Las causas parecen deberse tanto a una intensa presión cinegética como a la proliferación de enfermedades y al empobrecimiento genético, que ha ido sufriendo la población a raíz de su imbricación con la numerosa cabaña porcina que se venía explotando históricamente en esta sierra.-----

Extinguidos el lobo (años veinte), el oso (último oso abatido en 1571) y el lince (principios de siglo), con esporádicas presencias del águila imperial, el papel de predadores y carroñeros queda principalmente reservado a zorros, buitres leonados y águilas reales y perdiceras. Hay que reseñar la presencia cada vez más frecuente de perros asilvestrados.

Aspectos socioeconómicos

La fisionomía original del bosque en la Sierra de Grazalema se ha visto modificada por la acción del hombre. Esta se ha manifestado fundamentalmente en la tala de leñosas y en la roturación del suelo para su adecuación a actividades agroganaderas. No obstante, se puede considerar que el grado de mantenimiento del bosque original sigue siendo bastante elevado.

La economía serrana se sustenta en la ganadería, en la agricultura y en la explotación forestal. La reciente declaración de Parque Natural (en 1984) ha añadido a éstas la actividad turística.

La actividad ganadera supera en importancia a la agrícola, debido a varios factores: las dificultades que impone la orografía (fuertes pendientes, relieves abruptos), las características edafológicas con predominio de suelos arenosos, los vientos intensos de levante y la elevada humedad ambiental. Además, el devenir histórico ha potenciado las labores ganaderas en detrimento de las agrícolas.

La agricultura de montaña se limita al tratamiento de los pastizales con siembra de especies forrajeras, cultivos de secano en las laderas coluviales y pequeñas parcelas de huerta. La silvicultura local se basa fundamentalmente en la producción de corcho. Este aprovechamiento forestal, dada la enorme extensión que ocupan los alcornocales (117.000 Ha en Cádiz y Málaga), tiene trascendencia desde el punto de vista social, ecológico y paisajístico. Otras actuaciones forestales reseñables son las plantaciones de coníferas y los desbroces del monte.

La Reserva del Parque Natural de la Sierra de Grazalema (RPNG)

La categoría de "área de reserva integral" se aplica, según la definición expuesta en el Plan de Uso y Protección del PNG (A.M.A. 1988), a "aquellos espacios de características excepcionales, que engloban un conjunto de ecosistemas de relevantes valores ecológicos, paisajísticos y científicos, cuya singularidad y/o fragilidad pueden comportar para su conservación la exclusión de aprovechamientos productivos directos". En el PNG están declaradas áreas de reserva integral la Sierra del Pinar y el Pinsapar, Garganta Verde y Garganta Seca (Figura 2.5).

El área escogida para llevar a cabo los estudios sobre la ecología del corzo abarca una superficie de 2.930 Ha., y viene a coincidir aproximadamente con la cuenca del río Bocaleones. Desde un punto de vista práctico, se ha considerado que equivale a una ampliación del área de reserva propiamente dicha, puesto que las vías de acceso a la misma son carriles que parten de la zona de reserva (Figura 2.5).

La elección se basó en el elevado grado de conservación del bosque mediterráneo original en dicha zona y por el hecho de que allí se alcanzaran las mayores densidades relativas de corzo (véase Delibes Senna *et al.* 1991), junto a la escasa presencia de otros grandes herbívoros silvestres (baja densidad de cabra montés y ausencia de otros cérvidos, *obs.pers.*). Factores tales como su titularidad pública, la condición de espacio protegido, la residual actividad ganadera y la ausencia de explotación agroforestal comercial de sus recursos favorecieron el desarrollo del estudio.

Las características ecológicas de la RPNG, en lo referente a la disponibilidad de recursos para el corzo, han sido analizadas con detalle en el Capítulo 5.



Figura 2.5.- Situación de la RPNG y de las áreas de reserva integral en el interior del Parque Natural "Sierra de Grazalema".

CAPITULO 3. LA ESPECIE *Capreolus capreolus*

Encuadre sistemático

El género *Capreolus* L. 1758 está incluido en los Artiodáctilos, uno de los seis órdenes de mamíferos derivados del primitivo grupo de los Condilartra (Scott y Janis 1987, Carrol 1988, Milinkovitch 1992). Los ancestros de los corzos actuales se han hallado en yacimientos de fósiles del Pleistoceno superior (*Capreolus crusafonti* y *Capreolus suessenbornensis*). Aparentemente, tenían un tamaño ligeramente mayor que el de las especies hoy existentes y ocupaban un área con límites similares a los del presente, pero algo más reducida (Lehmann y Sagesser 1986, en Costa 1992a).

Tradicionalmente se ha considerado una única especie, *Capreolus capreolus*, e incluso así continúa describiéndose en modernos compendios generales (Kowalski 1981, Putman 1988). Sin embargo, a la luz de recientes investigaciones (Danilkin 1985, Danilkin *et al.* 1985, Sokolov *et al.* 1985 y 1986, Markov 1987), parece consistente aceptar la existencia de dos especies distintas, hecho inicialmente apuntado por Lehmann (1958 y 1960): el corzo siberiano (*Capreolus pygargus* Pallas 1854) y el corzo europeo (*Capreolus capreolus* L. 1758). El siberiano tiene mayor talla corporal y difiere del europeo en la cuerna, más larga y de aspecto liriforme (Sokolov y Gromov 1990). Las diferencias fisiológicas son notables y ambas especies presentan cariotipos distintos (Sokolov *et al.* 1978, Neitzel 1979, Danilkin 1985, Sokolov *et al.* 1986, Groves y Grubbs 1987). El aislamiento reproductivo es manifiesto tanto a nivel fisiológico como etológico (Stubbe y Bruholz 1979, Sokolov *et al.* 1987, Sokolov y Gromov 1990) y también difieren en su área de distribución. *C. pygargus* se extiende desde los Urales hasta Corea (Trense 1989), pudiendo distinguirse tres subespecies (Sokolov y Gromov 1990): *C. p. pygargus*, típica de Siberia, *C. p. tianschanicus* en las cordilleras de Altai y Tienschan, y *C. p. bedfordi* (= *mantschuricus*), habitante de la zona noreste y central de China y del norte de la Península de Corea (Ohtaishi y Gao 1990).

La clasificación a nivel subespecífico de *C. capreolus* ha sido un tema muy discutido. Tras la revisión de Corbet (1978), todas las formas locales (*C. c. albus*, *C. c. armenius*, *C. c. balticus*, *C. c. coxi*, *C. c. italicus*, *C. c. joffrei*, *C. c. rhenenus* y *C. c. thotti* entre las principales) quedaron englobadas en una única subespecie, *Capreolus capreolus capreolus*, para el continente europeo. Los estudios genéticos realizados posteriormente (Hartl *et al.* 1991 y 1993), a partir de ejemplares de Bulgaria, Eslovenia, Eslovaquia, Austria, Suiza, Francia y Hungría, han confirmado que las distancias genéticas interpoblacionales se equiparan a grandes rasgos con las intrapoblacionales,

por lo que se ha descartado (Hartl *et al.* 1993) la consideración de subespecies diferentes en Europa.

En España, el corzo fue inicialmente descrito como una subespecie propia (*Capreolus capreolus canus*; Miller 1910 y Cabrera 1914). Posteriormente, Cabrera (1916) informó de la existencia de otra subespecie, para la que propuso el nombre de *C. c. decorus*, que sería propia del rincón noroccidental de la Península y posiblemente también del distrito cantábrico, siendo el ejemplar tipo un macho adulto abatido en El Bierzo (León). La existencia de ambas subespecies se venía admitiendo desde entonces, a pesar de que se carecía de una investigación rigurosa sobre el alcance de sus diferencias. Fandos y Reig (1993), que analizaron la variabilidad morfológica entre ejemplares procedentes de las localidades típicas de ambas subespecies (Cordillera Cantábrica Occidental y Sistema Ibérico respectivamente), concluyeron que las diferencias biométricas observadas no apoyaban la consideración de la población cantábrica como una subespecie diferente.

También las poblaciones meridionales de la Península se consideraron taxonómicamente diferentes (consúltase Meunier 1983). Sin embargo, no hay que descartar que las frecuentes reintroducciones de ejemplares procedentes de otras poblaciones españolas y europeas, llevadas a cabo desde hace varias décadas en la zona, hayan contribuido en gran medida a la variabilidad morfológica registrada (Fandos, *com. pers.*). No hay evidencias que ratifiquen la existencia de una subespecie propia de las sierras meridionales ibéricas (Aragón 1993, Braza *et al.* 1994a), aunque se ha propuesto un morfotipo característico para las sierras de Cádiz y Málaga (Aragón *et al.* 1995).

Distribución

Después de haber sufrido fuertes fluctuaciones durante el Cuaternario debido a las glaciaciones, la especie *C. capreolus* actualmente se localiza por casi toda Europa (Figura 3.1), aunque no existen corzos en ninguna de las islas del Mediterráneo ni tampoco registros fósiles de su presencia (Vigne 1992). Junto con el ciervo (*Cervus elaphus*) y el gamo (*Dama dama*), es el cérvido más extendido por Europa, a la vez que el más abundante (cinco millones y medio de corzos, frente a un millón largo de ciervos y menos de doscientos cincuenta mil gamos, según Gill 1990; véase también Trense 1989). Algunos autores han relacionado el notable incremento en el número de corzos en Europa durante este siglo con la formación del paisaje agrícola moderno (Kaluzinski

1974), puesto que hasta entonces la presencia de este cérvido en Europa era escasa (Müller-Using 1957, en Kaluzinski 1974).



Figura 3.1.- Distribución del corzo en Europa (según Gill 1990).

El corzo se distribuye en España (Figura 3.2) de forma continua a lo largo de la Cordillera Cantábrica, Montes de León y mitad norte del Sistema Ibérico, penetrando a lo largo del Sistema Central hasta las proximidades de Gredos. Coloniza todo el Pirineo, desde Navarra hasta Gerona. Hacia el sur se aprecia un fraccionamiento de las poblaciones, apareciendo núcleos aislados con corzos en los Montes de Toledo, Sierra Morena y Sierras de Cádiz y de Málaga [consúltense Castién y Leranoz 1991 (Navarra), Sáez de Buruaga *et al.* 1991 y Costa 1992a (Cordillera Cantábrica), Sáez-Royuela y Tellería 1991 (Meseta) y Braza *et al.* 1989 y 1994 (España y Andalucía)]. El límite suroccidental de distribución de la especie a nivel mundial lo constituyen las poblaciones de las Sierras de Cádiz y de Málaga (véase la Figura 3.1).

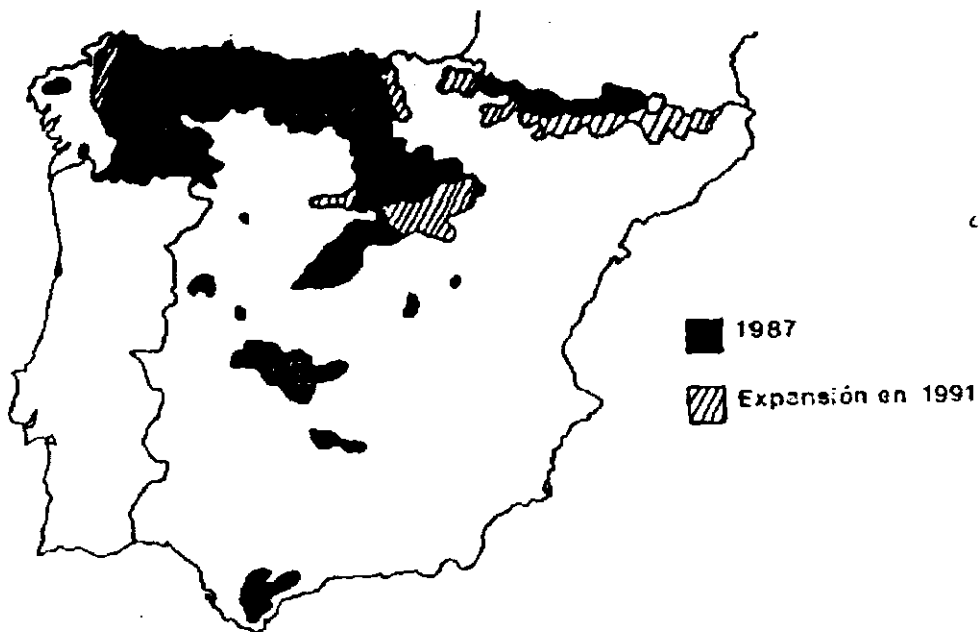


Figura 3.2.- Distribución del corzo en España (Braza *et al.* 1994a).

La densidad en las poblaciones de corzo en su área de distribución es bastante desigual (Tabla 3.1). La diversidad de situaciones concretas a las que están sometidas las poblaciones locales, en cuanto a condiciones climáticas (p.e. Fruzinski *et al.* 1983), el tipo de hábitat (Fruzinski *et al.* 1983, Staines y Ratcliffe 1987) y la situación geográfica (Fruzinski *et al.* 1983) explica el amplio rango de densidades. No obstante, el principal factor regulador de la densidad está siendo el hombre en la práctica totalidad de su área de distribución. Actúa tanto de forma directa (caza) como indirecta, manipulando las condiciones del hábitat (manejo forestal, cercado de fincas, fragmentación del hábitat, etc.) y manteniendo bajo control tanto las poblaciones de otros herbívoros (competidores potenciales) como las de posibles predadores.

Tabla 3.1.- Densidad de las poblaciones de corzo a lo largo de su área de distribución. Datos expresados como ejemplares/km². H: tipo de hábitat; (1) cultivos (2) bosques de frondosas (<500 Ha) inmersos en áreas agrícolas. (3) bosques de frondosas > 500 Ha (4) Coníferas.

País	H	Método	Densidad	Referencia
Suecia		Conteo rastros	3,0- 4,0	Cederlund (1983)
Suecia	2	Captura-recaptura	10,0-24,0	Gillberg <i>et al.</i> (1991)
Lituania	3	Conteo excrementos	5,4- 6,2	Padaiga y Marma (1979)
Polonia		Batidas	2,0-15,0	Pucek <i>et al.</i> (1975)
Polonia	-	Conteo directo	4,2-12,0	Kaluzinski (1982a)
Polonia		itinerarios	45,0-62,0	Aulak y Rabinska-Worka (1990a)
Polonia	3	Batidas	16,7-32,4	Fruzinski y Labudzki (1983a)
Dinamarca	2	Captura-recaptura	59,0	Sørensen (1973)
R. Eslovaca	1	Transectos	4,7-14,4	Zajac y Homolka (1980)
Alemania			3,0-17,9	Stubble y Passarge (1979)
Alemania		Conteo directo	32,0-41,0	Reichelt (1980)
Suiza		Indices abundancia	11,0-37,0	Podiohl <i>et al.</i> (1981)
Suiza		Batidas	8,7-12,8	Blanc (1987)
Suiza			7,0-30,0	Turner <i>et al.</i> (1987)
Francia	3	Indices abundancia	9,8-25,9	Vincent <i>et al.</i> (1979)
Francia			25,0-30,0	Bideau <i>et al.</i> (1987)
Francia			12,3-34,2	Gaillard <i>et al.</i> (1993c)
Escocia	4	Indices abundancia	8,0-25,0	Staines y Ratcliffe (1987)
Inglaterra	2	Indices abundancia	33,0-101	Staines y Ratcliffe (1987)
Italia	2/3	Batidas	17,2-19,0	Mattioli <i>et al.</i> (1992)
España:				
Navarra	3	Batidas	0,0- 3,4	Castell y Leranoc (1991)
C. Cantábrica	3	Batidas y transectos	16,3-19,5	Costa (1992a)
Ancaros	3	Itinerarios	2,3- 3,1	Guillán y Bermejo (1987)
Ancaros	3	Conteo excrementos	1,3-15,9	Guillán y Bermejo (1987)
Burgos	3	Batidas	0,4- 4,2	Tellería y Sáez-Royuela (1984)
Burgos	3	Batidas	0,9- 7,5	Sáez-Royuela y Tellería (1991)
Colado	3	Transectos	< 1	Alvarez (1985)

En la Sierra de Cádiz, sólo se alcanzan valores apreciables en puntos caracterizados por la ausencia de competidores potenciales, como el ciervo y el ganado doméstico (Delibes Senna *et al.* 1991, Braza *et al.* 1994a, Tabla 3.2).

Tabla 3.2.- Densidades relativas de corzo y ciervo en la Sierra de Cádiz (tomado de Delibes Senna et al. 1991). PNG: Parque Natural "Sierra de Grazalema"; PNA: Parque Natural de "Los Alcornocales". Datos expresados como ejemplares/km².

Area	Hábitat	Corzos	Ciervos	Ganado
PNG	Encinar	10,3	--	no
PNG	Pinsapar	9,2	--	no
PNA	Alcornocal/Quejigal	5,3	31,3	no
PNA	Bosque mediterráneo	2,5	47,4	no
PNA	Alcornocal	1,9	44,2	no
PNA	Alcornocal	1,6	13,2	si
Densidad media:		5,1	34,0	

Biología

Desde la publicación del primer trabajo en Alemania sobre el desarrollo corporal de este cérvido (Bischoff 1854, en Costa 1992a) hasta mediados del presente siglo, apenas se suceden una docena de trabajos sobre cuestiones diversas (revisión en Costa 1992a). Desde los años cincuenta, el interés de la comunidad científica por esta especie va en aumento, particularmente en los últimos años. Los estudios realizados han contemplado la mayoría de las cuestiones básicas para el conocimiento científico de una especie.

Los corzos se caracterizan externamente por la presencia en los machos de cuernas con tres puntas y abundante perlado, por la existencia de un escudo anal blanco con pelo erizable que rodea la rudimentaria cola y por tener una compartimentalización incompleta del estómago, lo que les impide digerir alimentos ricos en celulosa. No existen diferencias en la coloración del pelaje entre ambos sexos en ninguna época del año, exceptuando el diseño de la chapa anal. Contrariamente a lo que sucede en la mayoría de los cérvidos, el corzo es una especie poco dimórfica (Tabla 3.3. Véase también la figura 4.1). Respecto al tamaño corporal, las diferencias más evidentes entre los ejemplares adultos de ambos sexos corresponden al peso (machos: 16 a 30 kg, hembras: 13 a 25 kg).

Es destacable la variabilidad intra- e interpoblacional encontrada para la especie respecto a la morfología externa y craneal (Fruzinski *et al.* 1982, Kratochvil 1984, Kratochvil y Kux 1984, Blant 1987a, Geist y Bayer 1988, Hofmann *et al.* 1988, Zedja y Koubek 1988, Zima *et al.* 1989, Hrabě y Koubek 1990, Fandos y Orueta 1991, Costa 1992a, Lovari *et al.* 1992, Aragón 1993, Fandos y Reig 1993, Fandos 1994). Esta

variabilidad ha sido explicada por la influencia de los factores climáticos (Clutton-Brock y Albon 1983), las condiciones ecológicas (Fandos y Reig 1993) y geográficas (Zima *et al.* 1989), la capacidad de carga del medio y la calidad del alimento (Zejda y Koubek 1988) y el deterioro ambiental (Kratochvil 1984).

Tabla 3.3.- Variación del tamaño corporal (media y rango) en corzos adultos (edad superior a dos años) en distintas poblaciones europeas que ocupan hábitats forestales. LCC: longitud cabeza-cuerpo, en cm; ALT: altura a la cruz, en cm; PESO: animal completo, en kg. Referencias: (1) Aragón (1993) y Braza *et al.* (1994a); (2) Costa (1992a); (3) Fruzinski *et al.*, (1982); (4) Maillard *et al.* (1989); (5) Blant (1987a); (6) Geist y Bayer (1988). Para revisiones sobre medidas craneales, consúltense Fandos y Reig (1993) y Fandos (1994).

	Población	Machos		Hembras	
		x	rango	x	rango
LCC					
	Cádiz ¹	111,4	102-122	107,2	97-112
	C.Cantábrica ²	112,6	95-145	112,3	103-120
	Polonia ³	110,8	86-131	109,9	75-129
ALT					
	Cádiz	67,4	54-73	64,1	59-69
	C.Cantábrica	75,1	63-83	73,1	67-81
	Polonia	73,2	56-96	73,0	58-89
PESO					
	Cádiz	20,2	16-26	17,3	13-22
	C.Cantábrica	25,5	19-30	23,2	18-25
	Francia ⁴	26,1		24,0	
	Suiza ⁵	24,2		21,5	
	Alemania ⁶	23,0		22,0	

Entre las características más relevantes del corzo a nivel molecular se ha destacado: (1) su elevada variabilidad en los sistemas proteicos en general (Hartl y Reimoser 1988, Morsch y Leibenguth 1994), una de las mayores detectadas entre los cérvidos y ungulados (Hartl *et al.* 1991, Lorenzini *et al.* 1993), y (2) la falta de variabilidad genética en el sistema proteico de la transferrina (Herzog *et al.* 1993), precisamente uno de los sistemas que mayor variabilidad muestran dentro de las especies animales en general (Selander 1976, en Herzog *et al.* 1993). El estudio de los parámetros bioquímicos y hematológicos de la sangre ha revelado como dato más significativo una variabilidad intrapoblacional ligada a la edad y al sexo de los ejemplares (Sokolov *et al.* 1986, Hartl y Reimoser 1988, Maublanc *et al.* 1991, Aragón 1993).

La actividad sexual de los machos está ligada al fotoperiodo (Sémpéré 1982, Sémpéré y Lacroix 1982, Sémpéré *et al.* 1992). El volumen testicular aumenta

regularmente de febrero a julio y los tubos seminíferos contienen espermatozoides libres desde el mes de marzo. La tasa plasmática de testosterona alcanza un primer máximo, de amplitud variable, en marzo y abril, y un segundo, mucho más importante, durante el celo (Sémpéré *et al.* 1980).

Los machos presentan un comportamiento territorial estacional (Kurt 1968, Bramley 1970, Strandgaard 1972) endocrinodependiente (Sémpéré 1982) que, ligado a las variaciones estacionales de la función de reproducción, se inicia en la primavera y culmina en verano, durante el celo (Sémpéré *et al.* 1980, Braza *et al.* 1994a). Este comportamiento se caracteriza por un aumento de la actividad locomotora (Bideau *et al.* 1983c), por el desplazamiento periódico a los límites de su área de campeo (Bramley 1970, Strandgaard 1972 y Sémpéré 1979), por un comportamiento de marcaje visual y olfativo que incluye entre sus manifestaciones rascaduras y escarbaduras asociadas a la delimitación del territorio (Prior 1968 y 1981, Cumming 1974) y por un hábito solitario y manifestaciones agresivas destinadas a evitar la presencia de otros machos adultos en su territorio (Kurt 1968, Sémpéré 1982, Diot 1987). Los incrementos en la agresividad y en las manifestaciones del comportamiento territorial están relacionados con niveles altos de testosterona en el plasma sanguíneo (Cumming 1974, Barth *et al.* 1976, Ellenberg 1978, Sémpéré *et al.* 1980, Sémpéré 1982), al igual que el incremento en los movimientos de los machos dentro del territorio (Bideau *et al.* 1983c). Después del celo, la concentración de testosterona, y consecuentemente los niveles de agresividad, descienden significativamente (Short y Mann 1966, Barth *et al.* 1976, Sémpéré *et al.* 1980); esto da lugar a un cambio en el comportamiento espacial, desde la ocupación con defensa del territorio hasta una ocupación tolerante que permite las incursiones de machos vecinos (Bideau *et al.* 1983c, 1987 y 1993) e incluso, bajo determinadas circunstancias, puede producirse la reunión en pequeños grupos de machos (p.e. Jeppesen 1990).

La territorialidad es un determinante fundamental en la utilización del espacio en el corzo macho adulto (Cederlund 1981, Sémpéré 1982). Se ha formulado la hipótesis de que su función es regular la densidad de población entre los machos (Bramley 1970, Strandgaard 1972, Cumming 1974, Bobek 1977 y 1978), mediante la inducción de la dispersión de los jóvenes.

La adquisición de un área de campeo estable es un proceso dependiente de la edad y del sexo. Suele producirse entre el primer y el tercer año de vida (Cederlund 1983, Bideau *et al.* 1993) y viene precedida por una fase de inestabilidad geográfica

(Sémpéré 1982) que se traduce en una actividad locomotora importante (Bideau *et al.* 1983c). La densidad de población influye en este proceso de una forma dependiente del sexo: en bajas densidades no se han registrado diferencias entre los sexos, pero en condiciones de alta densidad se produce una dispersión preferencial y mayor inestabilidad geográfica en los machos (Kurt 1968, Cederlund 1983, Bideau *et al.* 1987, Gaillard 1988, Bideau *et al.* 1993). Ambos sexos muestran un comportamiento de dispersión similar, aunque se alcanzan mayores distancias en los machos (Bideau *et al.* 1993), sobre todo en condiciones de alta densidad poblacional (Strandgaard 1972).

Los ejemplares adultos de ambos sexos se caracterizan por disponer de un área de campeo geográficamente estable (Strandgaard 1972, Janeau *et al.* 1981, Sémpéré 1982, Cederlund 1983, Vincent *et al.* 1983, Bideau *et al.* 1993), cuya forma y tamaño apenas muestran variaciones entre años, excepto ante condiciones climáticas particularmente adversas (véase Cederlund 1982). Una vez que se establecen en un lugar determinado, permanecen allí durante toda su vida. Las causas que más pueden afectar a la estabilidad de la residencia son el estrés social (niveles altos de densidad poblacional) y las vacantes por fallecimiento (Cederlund 1983). Las perturbaciones suelen provocar el desplazamiento hacia zonas más tranquilas o el acantonamiento en una parte del área, pero la situación revierte cuando cesa la incidencia de la perturbación (Jeppensen 1987, Herbold *et al.* 1991, Cederlund y Kjellander 1991), incluso cuando se han causado modificaciones en la estructura del hábitat por actuaciones forestales (Linnell y Andersen 1995).

El corzo es monógamo (Kurt 1968, Cederlund 1983, Gaillard 1988), aunque en condiciones de alta densidad puede comportarse como polígamo (Cibien y Sémpéré 1989, Cibien *et al.* 1989a). El cortejo ha sido descrito por varios autores (entre otros, Boisaubert y Boutin 1988, Kurt 1991), quienes coinciden en describir un comportamiento característico de la pareja ("correteo") que preludia de forma inminente el apareamiento: tras varias aproximaciones y persecuciones del macho hacia la hembra, con huídas y esperas por parte de ésta, la hembra receptiva va dejando un rastro que el macho seguirá hasta localizarla; entonces, éste se sitúa cerca de ella y comienza una carrera estructurada, describiendo círculos simples o en forma de ocho, cada vez más cerrados en torno a la hembra. Estos movimientos se prolongan varios minutos hasta que, cuando la hembra está preparada, se produce la cópula.

Las hembras jóvenes, salvo casos excepcionales (véase Navarre 1993), se incorporan a la reproducción a partir de los dos años de edad, participando hasta el final

de su vida (Ratcliffe y Mayle 1992, Gaillard *et al.* 1993b). El estro de la hembra de corzo tiene una duración máxima de dos días (Boisaubert y Boutin 1988). El periodo de gestación dura unos diez meses (Putman 1988) y se caracteriza por presentar dos fases distintas: una diapausa embrionaria (170 días), característica esencial del ciclo reproductivo en la hembra de corzo (Short y Hay 1966, Aitken 1981), y la gestación en sentido estricto (130 días; Semperé 1982, Boisaubert y Boutin 1988).

La diapausa embrionaria es consecuencia de una particularidad fisiológica, la "implantación retardada del embrión"¹, exclusiva para el corzo entre los artiodáctilos pero presente en otras 46 especies de mamíferos pertenecientes a diez familias (Sandell 1990). Este fenómeno se ha interpretado como un mecanismo adaptativo que permite retrasar los nacimientos hasta una época más favorable para el desarrollo de los corcinos (Aitken 1981), aunque otros autores no han encontrado una explicación adecuada a su existencia (Putman 1988). Una revisión reciente (Sandell 1990) postula la evolución de este fenómeno en el marco de la teoría de selección de pareja², planteando que las hembras deberían alcanzar el estro en el momento del año en que sus perspectivas de elección fueran mayores. Dado que esta elección la mayoría de las veces se realiza de forma indirecta (los machos compiten y las hembras se emparejan con el dominante), la época de apareamiento debería coincidir con un periodo en el cual las hembras pudieran estimular al máximo la competitividad entre los machos.

El conteo de embriones (realizado tras la implantación) viene a representar una media de 1,8 embriones por hembra (Suecia: 2,19, Borg 1970; Dinamarca: 1,92, Strandgaard 1972; Alemania: 1,85, Stubbe *et al.* 1982; en Blant 1987a; Polonia: 1,82-1,88, Kaluzinski 1982a, Fruzinski y Labudzki 1982a; Suiza: 1,31-1,69, Blant 1987a, Kurt 1968, Gran Bretaña: 1,91, Chapman y Chapman 1971). El número de crías nacidas generalmente supera la unidad por hembra reproductora (Suecia: 1,34 crías/hembra seguida, Cederlund y Lindstrom 1983; Dinamarca: 1,75, Andersen 1953; Alemania: 1,8-2,1, Ellenberg 1974; Polonia: 0,8-1,0, Fruzinski y Labudzki 1982a; Suiza: 1,04, Blant

¹ La implantación retardada del embrión, término cuestionado actualmente y englobado en un concepto más amplio denominado "diapausa embrionaria" (Renfree 1978, Renfree y Calaby 1981; ambos en Sandell 1990), es el fenómeno que ocurre cuando el blastocito no se fija a la pared del útero y permanece libre durante un periodo prolongado, lo que conlleva la correspondiente extensión del periodo de gestación (Sandell 1990). El blastocito en diapausa permanece indiferenciado y muestra una actividad metabólica muy baja e incluso un cese total en la división celular (Aitken 1981).

² Teoría de la selección de pareja: las hembras pueden incrementar su éxito reproductivo mediante la elección de sus parejas (Bateson 1983).

1987a; Gran Bretaña: 1,43, Johnson 1984; Francia: 1,8, Boutin *et al.* 1987). Es general que predominen los partos dobles sobre los sencillos (Suecia: 44% dobles frente al 4% sencillos, Borg 1970; Dinamarca: 85% frente al 9%, Andersen 1953; Alemania: 72% frente al 21%, Stubbe *et al.* 1982; en Blant 1987a; Polonia: 73% frente al 13%, Kaluzinski 1982a; Suiza: 79% frente al 10%, Blant 1987a; Gran Bretaña: 75% dobles, Chaplin *et al.* 1966, Chapman y Chapman 1971; Francia: 70% frente al 27%, Boutin *et al.* 1987). Además, el porcentaje de partos triples respecto al total suele ser notorio (Suecia: 49%; Dinamarca: 7%; Alemania: 7%; Polonia: 13%; Suiza: 10%; Gran Bretaña: 6%; Francia: 3%; *opp.citt.*).

En poblaciones con alta tasa de crecimiento y buenas condiciones de alimentación, se ha observado constancia en las fechas medias de nacimientos y una alta sincronización en los mismos: el 80% se concentran en menos de 30 días (Gaillard *et al.* 1993b). Los corcinos desarrollan una estrategia de defensa antipredatoria consistente en permanecer ocultos e inmóviles en un refugio al que la madre acude para su aseo y alimentación (Geist 1981, Poole 1985, Ralls *et al.* 1987). Este comportamiento, denominado "hider" (Lent 1974) y opuesto al conocido como "follower", es común en varios grupos de mamíferos (revisión en Poole 1985) y casi general en los ungulados (Altmann 1963, Chapman y Chapman 1975, Leuthold 1977, Geist 1981, Clutton-Brock *et al.* 1982, Boisaubert y Boutin 1988, Putman 1988). Si la corza tiene más de una cría, las esconde por separado. Cualquier señal de alarma implica el que los corcinos se aplasten contra el suelo. Las hembras pasan mucho tiempo cuidando a las crías (Espmark 1969) y las visitan varias veces al día (Bubenik 1965, Espmark 1969). Los periodos de cuidado parental, sin embargo, parecen estar integrados en el ritmo de alimentación y rumia (Jeppesen 1989).

El crecimiento durante los primeros 20 días de vida es lineal: a partir de un rango de peso que varía en el nacimiento entre los 900 g (900-1200 g, Strandgaard 1972) y los 1700 g (1300-1700 g, Gaillard *et al.* 1993a), el corcino incrementa entre 113 y 145 g/día (tasa postnatal de crecimiento: 113 g/día, Johnson 1984, Inglaterra; 120 g/día Sägeser 1966, Suiza; 123-145 g/día, Gaillard *et al.* 1993a, Francia). Se ha comprobado que el año de nacimiento influye sobre la tasa de desarrollo corporal (Gaillard *et al.* 1993b), hecho que queda parcialmente explicado por las condiciones climáticas durante el final de la gestación (una baja intensidad de lluvia durante el último mes de gestación está asociada con pesos mayores de las crías en el momento del nacimiento; las altas temperaturas en ese mismo mes y durante el invierno precedente están relacionadas con un desarrollo corporal más rápido). Sin embargo, el patrón de crecimiento no depende

del sexo de la cría ni del día de nacimiento (Gaillard *et al.* 1993a). A partir del año de edad, el peso corporal del corzo tiene poca relación con la edad (Aitken 1975).

A partir de la segunda o tercera semana de edad, las crías son ya capaces de huir tras la hembra, aunque no lo hagan siempre. Al cabo de unos dos meses comienzan a seguir a su madre en el campeo diario (Boisaubert y Boutin 1988), permaneciendo junto a ella durante aproximadamente un año, hasta el siguiente periodo de nacimientos (Strandgaard 1972, Bideau *et al.* 1983a, Jeppensen 1995).

El promedio de vida para el corzo en condiciones naturales se sitúa entre los dos y cuatro años (Andersen 1953: 2,0; Ellenberg 1978: 2,72; Strandgaard 1972: 2,80-3,16; Pielowski y Bresinski 1982: 3,4). La duración máxima oscila entre los 12 (Boisaubert y Boutin 1988) y los 17 años (Putman 1988, Trense 1989). Las tasas anuales de supervivencia más elevadas se sitúan en 0,85 para los machos y 0,92 para las hembras (Gaillard *et al.* 1985 y 1993a), aunque en promedio los machos tienen una tasa de supervivencia media más alta que las hembras (Strandgaard 1972, Fruzinski y Labudzki 1982a, Gaillard *et al.* 1985).

La mortalidad natural puede suponer la pérdida del 33-35% de la población otoñal (Fruzinski y Labudzki 1982a). La caza es la principal causa de mortalidad del corzo en las poblaciones sometidas a explotación cinegética, sin desdeñar la incidencia de otras, como las enfermedades (p.e. Borg 1962 y 1970, McDiarmid 1981, Blancou 1983, Blancou y Barrat 1984, León *et al.* 1994), la predación natural (p.e. Borg 1962, Pereira 1985, Salvador y Abad 1987, Delorme y Leger 1990, Cederlund y Kjellander 1991), las condiciones climáticas (Cederlund y Lindström 1983) y los accidentes de circulación (Blant 1987a).

Entre los predadores de corzinos destacan el gato montés (*Felis sylvestris*), el lince europeo (*Lynx lynx*), el zorro (*Vulpes vulpes*), el lobo (*Canis lupus*) y el águila real (*Aquila chrysaetos*) (Andersen 1953, Borg 1962, Ratcliffe y Rowe 1979, Herrenschmidt y Leger 1987, Salvador y Abad 1987, Delorme y Leger 1990, Jedrzejewski *et al.* 1992), aunque la presencia de pelos de corzo en excrementos de zorro puede no ser debido a predación sino a carroñeo (Maublanc *et al.* 1991).

Al igual que los demás cérvidos (referencias en Weiner 1973 y 1977), el metabolismo basal del corzo se caracteriza por una ritmicidad estacional (Drodz *et al.* 1975, Weiner 1977, Ellenberg 1978) con máximos durante el verano (mayo-agosto) y

mínimos durante el invierno (Weiner 1973 y 1977). Esta ritmicidad condiciona un ciclo de deposición y de movilización de reservas corporales de grasa (Eisfeld 1976, Ellenberg 1978). Los requerimientos nutritivos de la especie se han estimado en 144-150 Kcal ME/kg^{0.75} (Weiner 1973 y 1977, Papageorgiou *et al.* 1981) de energía basal. El nivel mínimo de proteína cruda en el alimento debe ser del 10% de la materia seca (Oslage y Strothmann 1988). En cuanto al contenido hídrico, el corzo adulto necesita consumir plantas cuyo coeficiente de digestibilidad sea como mínimo del 58% (Drodz 1979; 60% para Perzanowski 1978 y 64% para Weiner 1977) para cubrir los costes energéticos de mantenimiento.

En comparación con los restantes cérvidos europeos, el corzo tiene un rumen más pequeño y un mayor metabolismo en relación con el tamaño corporal (Prins y Geelen 1971). Esto determina que, a pesar de ser el de menor talla, tenga exigencias nutricionales altas: debe alimentarse numerosas veces al día (Holisova *et al.* 1982; en bosque, Soriguer *et al.* 1994b estiman que deberá alimentarse unas 14 veces al día) y debe seleccionar el alimento por su calidad (Perzanowski 1978, Cederlund *et al.* 1980). En consecuencia, la selección trófica del corzo está guiada más por el contenido nutricional y en agua de las distintas partes de la planta y por su digestibilidad que por la especie taxonómica en sí misma (Cederlund y Nystrom 1981, Hoffman 1981, Holisova *et al.* 1982 y 1984, Maizeret y Tran Mahn Sung 1984, Maizeret *et al.* 1991). Esto explica la elevada diversidad en su dieta, tanto en número como en partes de planta diferentes (Siuda *et al.* 1969, Bobek *et al.* 1972, Maizeret y Tran Mahn Sung 1984, Holisova *et al.* 1984, Fandos *et al.* 1987, Maizeret *et al.* 1991, Homolka 1991). En su composición específica han entrado a formar parte coníferas, quercíneas, frondosas, leñosas del matorral alto y del monte bajo, herbáceas lianoides, gramíneas y ciperáceas, herbáceas dicotiledóneas, hongos, líquenes arbóreos, briófitos y helechos, junto con plantas cultivadas como maíz, alfalfa, trigo o remolacha (Siuda *et al.* 1969, Goffin y De Crombrugge 1976, Henry 1978a y b, Helle 1980, Gebczynska 1980, Jackson 1980, Cederlund *et al.* 1980, Cederlund y Nystrom 1981, Kossak 1981b y 1983, Kaluzinski 1982b, Hearney y Jennings 1983, Maizeret y Tran Manh Sung 1984, Holisova *et al.* 1982, 1984 y 1986, Maillard y Picard 1987). La clasificación por biotipos incluye terófitos, geófitos, hemicriptófitos, caméfitos, nanofanerófitos y macrofanerófitos (Fandos *et al.* 1987).

La importancia de biotipos, grupos, especies concretas e incluso de los diferentes componentes vegetales (tallos, hojas, flores, semillas, brotes) en la dieta varía en función de: (1) el tipo de hábitat, la estructura de la vegetación y de la estacionalidad (Jackson

1980, Cederlund y Nystrom 1981, Maizeret y Tran Manh Sung 1984), (2) la disponibilidad relativa de las especies en número y abundancia (Jackson 1980, Cibien *et al.* 1995), (3) el estado fenológico de las plantas, que condiciona el consumo de unas u otras partes de la planta (Kossak 1983, Cibien *et al.* 1995), (4) la apetencia del corzo hacia cada especie vegetal en función de sus características tróficas (composición química y valor nutricional; Drozd 1979, Jackson 1980, Maizeret y Tran Manh Sung 1984, Homolka 1991, Soriguer *et al.* 1994b) y (5) la variabilidad individual (sexo, edad y comportamiento) entre los ejemplares (Holisova *et al.* 1982 y 1984, Cibien *et al.* 1995).

La alimentación del corzo en España ha sido estudiada por Fandos *et al.* 1987 (Cordillera Cantábrica, Sistema Ibérico septentrional, Sierra de Guadarrama y Sierras Meridionales) y Soriguer *et al.* 1994b (Sierra de Cádiz), en ambos casos a partir de contenidos estomacales. La dieta del corzo ibérico destaca por: 1) la alta variedad en su composición (191 especies diferentes identificadas por Fandos *et al.* 1987) ; 2) el claro predominio de las formas leñosas sobre las herbáceas. Estas últimas (terófitos, geófitos y hemicriptófitos) sólo adquieren cierta relevancia en la Cordillera Cantábrica y su presencia en la dieta es mínima en los ecosistemas mediterráneos del centro y sur (Montes de Toledo, Sierra Morena y Sierra de Cádiz. Figura 3.3); 3) la escasa importancia de las plantas cultivadas (sólo aparecen tres especies y su contribución en biomasa es despreciable); y 4) la importancia de las bellotas en la alimentación otoñal e invernal (Fandos *et al.* 1987; Tabla 3.4), a pesar de la variabilidad en su producción y calidad (Soriguer *et al.* 1994b).

La dieta del corzo en la Sierra de Cádiz ha sido estudiada por Soriguer y colaboradores a partir de 12 ejemplares procedentes de la Sierra del Aljibe, contigua a Grazalema y similar en sus características ambientales a ésta.

Los resultados que se presentan constituyen una reelaboración autorizada que completa la información previamente publicada (Soriguer *et al.* 1994b). Se ha analizado el contenido ruminal, medido como porcentaje en volumen. Los ejemplares se obtuvieron en tres fases de muestreo: septiembre de 1989 (n=9), febrero de 1990 (n=1) y junio de 1990 (n=2). Las metodologías que se han empleado en la toma de datos se hayan profusamente descritas en Soriguer 1981 y 1988, Martínez 1992, Fandos 1986 y Soriguer *et al.* 1994a y 1994c.

La dieta del corzo ha estado compuesta básicamente por plantas leñosas. Los tallos y las hojas de las plantas jóvenes han sido preferidos a los de las más viejas. Las quercíneas (*Quercus spp.*) han constituido la parte fundamental de la dieta (64,5% en febrero, 26,9% en junio y 37,8% en septiembre) en los tres periodos muestrados. Las frutos (bellotas) han sido la parte de la planta mejor representada, seguida de hojas y tallos. Otras especies como los labiérnagos, zarzas, rosales silvestres, majuelos, hiedras, zarzaparrillas, clemátides y acebuche han ido completando la mayor parte de la dieta en la mayoría de los ejemplares analizados. Otras especies de leñosas y herbáceas también han contribuido, aunque de forma puntual, en la dieta de cada uno de los ejemplares (Tabla 3.4).

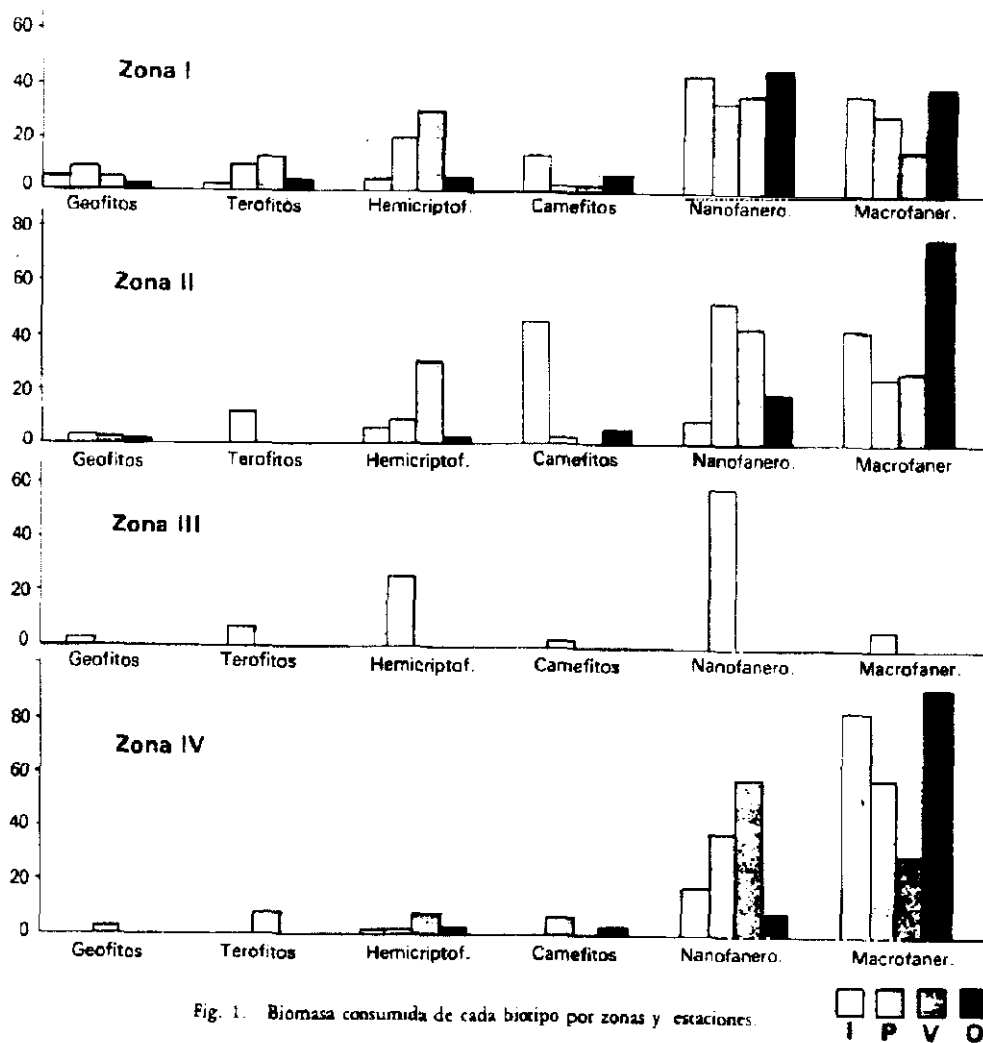


Figura 3.3.- Contribución de los biotipos vegetales a la dieta del corzo en España (tomado de Fandos *et al.* 1987). Datos por zonas y estaciones.

Tabla 3.4.- Dieta del corzo en la Sierra de Cádiz. Especies vegetales presentes en el rumen (reelaboración basada en Soriguer et al. 1994b). Se indica el número de rúmenes en los que ha sido registrada la especie citada y el porcentaje en volumen sobre el total analizado.

Especie	Febrero		Junio		Septiembre	
<i>Quercus suber</i>	1	25,8	2	15,9	4	28,4
<i>Quercus spp.</i>	1	6,0	1	7,0	3	4,7
<i>Quercus canariensis</i>	1	24,2	1	2,5	1	2,2
<i>Quercus rotundifolia</i>	1	8,5			2	2,5
<i>Quercus faginea</i>			1	1,5		
<i>Phyllirea latifolia</i>	1	10,0	2	15,4	5	12,3
<i>Rubus ulmifolius</i>	1	24,0	2	14,3	5	7,1
<i>Rosa spp.</i>			1	13,0	1	<0,1
<i>Smilax aspera</i>			2	6,6	5	3,1
<i>Hedera helix</i>			2	5,5	6	11,1
<i>Clematis vitalba</i>			2	4,8	3	1,6
<i>Crataegus monogyna</i>			2	3,5	5	1,1
<i>Pistacia terebinthus</i>			1	2,3		
<i>Arbutus unedo</i>			1	2,0		
<i>Lonicera spp.</i>					2	3,2
<i>Olea europaea</i>					5	15,4
<i>Carex spp.</i>					1	<0,1
<i>Viburnum tinus</i>					1	0,6
<i>Trifolium stellatum</i>					1	0,3
<i>Hypericum perforatum</i>					1	0,1
<i>Pistacia lentiscus</i>					1	0,4
<i>Fraxinus excelsior</i>					1	0,12
<i>Helianthemum spp.</i>			1	0,3		
<i>Calluna vulgaris</i>					1	<0,1
<i>Cytisus spp.</i>					1	0,4
<i>Rubia peregrina</i>					1	0,1
<i>Menta ssp.</i>					1	<0,1
Gramíneas					2	<0,1
Liliácea			1	0,3		
Leguminosa (frutos)					1	0,12
Leñosa indeterminada	1	1,5	2	6,9	6	3,4

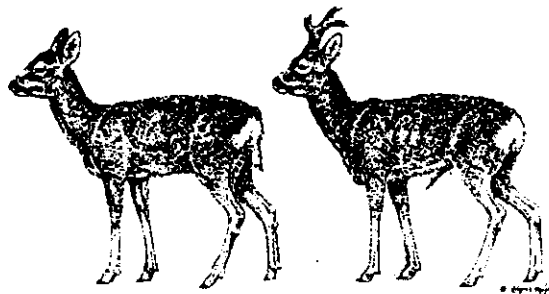
CAPITULO 4. METODOS GENERALES

La toma de datos se ha realizado entre enero de 1990 y diciembre de 1992 en el área de Reserva del Parque Natural "Sierra de Grazalema". El trabajo de campo ha consistido, básicamente, en: (1) el estudio (descripción e inventario) de las características del hábitat (topografía y vegetación) en la RPNG, (2) la caracterización de la población de corzo a partir del muestreo por observación directa (censos periódicos y avistamientos aleatorios) y (3) en la captura y seguimiento de ejemplares por radio-rastreo para el análisis de su ecología espacio-temporal. En función del clima, la fenología de la vegetación y el ciclo anual de la especie en el área de estudio, se ha considerado el ciclo anual dividido en tres períodos: febrero a mayo (denominado "Estación I"; periodo de lluvias, inicio del crecimiento vegetativo, inicio de la fase territorial en los machos y nacimiento de las crías), junio a septiembre ("Estación II"; sequía estival, estrés hídrico en la vegetación e interrupción del crecimiento, culminación del periodo territorial y periodo de celo) y octubre a enero ("Estación III"; precipitaciones otoñales, fase no territorial en los machos, reunión de grupos familiares).

Observación de animales

El muestreo de ejemplares basado en la observación directa (*ad libitum* y/o en transectos) ha incluido el registro de: fecha y hora solar (GMT); sexo y edad de los ejemplares; tipo de medio; ángulo y distancia perpendicular a la línea de marcha del observador; descripción del estado físico y características fenológicas del individuo (presencia y estado de desarrollo de la cuerna, pelaje, etc.). Se indicaba su situación en un mapa a escala 1:10.000, cuadrículado según un tamaño de celdilla de una hectárea y referido a coordenadas U.T.M. El número, tipo y distribución temporal de los avistamientos ha sido detallado en los apartados correspondientes. El material óptico utilizado en la observación fueron binoculares (12.36x) y telescopio (20.50x). Cuando las circunstancias impidieron una observación satisfactoria (individuo/s parcialmente ocultos por la vegetación circundante, brevedad temporal y/o rapidez de movimiento en el contacto, etc.) se asignaba la categoría de "indeterminado/s" a la/s observación/es, no habiéndose tenido en cuenta estos datos ni en el análisis ni en la exposición de los resultados. Para asegurar la independencia de los datos, los registros susceptibles de corresponder a observaciones reiteradas de un mismo animal o grupo a lo largo de un día (24 h) fueron excluidos del análisis.

La observación a distancia requiere adscribir los ejemplares dentro de amplias categorías de sexo y edad. El reconocimiento entre los sexos se fue realizando en función de la existencia de caracteres morfológicos temporales (cuerna) o permanentes (chapa, zona genital) fácilmente discriminables entre ambos sexos (Figura 4.1). Las edades consideradas han sido: "cría, C" (ejemplar de hasta seis meses, límite de edad que coincide con la llegada del primer otoño de su vida; identificado en función de su menor tamaño y porque siempre va acompañando a una hembra adulta), "joven" (ejemplar de entre seis y doce meses de edad, límite correspondiente al inicio de la siguiente reproducción; se ha distinguido entre "hembra joven, HJ" y "macho joven, MJ", en función de las rudimentarias astas de éstos) y adulto para los ejemplares restantes (distinguiéndose también entre "machos adultos, MA", y "hembras adultas, HA"). Estos criterios de clasificación han sido los más habituales en la caracterización de las poblaciones de la especie (p.e. Bideau *et al.* 1983b, Maublanc *et al.* 1985 y 1987, Blant 1987a, Costa 1992a). Cuando el desarrollo del análisis lo ha requerido, se han agrupado las tres categorías de individuos no adultos en la categoría "juvenil, JV".



Reconocimiento inmediato:

	HEMBRA	MACHO
CABEZA		
CHAPA	 Forma arborescente	 Forma de riñón
ZONA GENITAL	 Mechón de la vulva	 Píncel del pene

Figura 4.1.- Reconocimiento de sexos en corzo (tomado de Braza *et al.* 1994a).

Captura

Los principales sistemas utilizados para la captura de corzos y otros cérvidos en Europa y América se basan en la utilización: de (1) amplios recintos con vallado permanente ("capturaderos"), (2) cajones-trampa de madera o metal portátiles y/o (3) pasillos de intercepción creados con redes y apoyados en una batida simultánea de la zona por ojeadores, perros adiestrados e incluso helicópteros o avionetas (revisiones en Rudge 1984, Day *et al.* 1987 y Dubray 1990). La gran mayoría de estos sistemas están recomendados para lugares con relieve llano y vegetación escasa y, sobre todo, con densidades de población medias a elevadas (ejemplos en Rudge 1984, Jullien *et al.* 1987, Dubray 1990, Kattel y Alldredge 1991, Sullivan *et al.* 1991).

Los corzos utilizan generalmente una red de sendas y pasos en sus desplazamientos, la cual suele ser de uso común para todos ellos (Sémpéré 1982). Dadas las condiciones topográficas y la vegetación existente en la RPNG (véase el Capítulo 5), se necesitaba un sistema de trampeo versátil, de fácil transporte y montaje, bajo coste (en tiempo y personal) y críptico, que permitiera la captura durante los desplazamientos de los ejemplares. El sistema escogido (diseñado y dirigido por Manuel López Rivera e Iván Varela, E. B. Doñana CSIC) se apoyaba en la utilización combinada de tres elementos: redes, lazos y cajón de captura. Se desestimó la posibilidad de utilizar como apoyo dardos anestésicos porque, además de los riesgos que su utilización implica para el animal, su uso en áreas boscosas se ha revelado muy ineficaz (Rudge 1984, Kattel y Alldredge 1991, Sullivan *et al.* 1991).

Redes

Se ha utilizado red de poliamida de 2 y 3 mm de grosor y con una luz de malla de 32, 36 ó 40 cm. Se prefirió el uso de colores oscuros (negro, verde, marrón) para favorecer el mimetismo con la vegetación circundante. Las variantes empleadas fueron:

- Red Tipo "Pradera": paños desprendibles de 2,5 a 3 m de altura y de longitud variable (entre 10 y 15 m, y hasta 50 m en función del espacio a cubrir) suspendidos de una cuerda tensora que deja la base colgando a ras del suelo. Se disponen interceptando zonas de paso o como cercados que rodean pequeñas praderas. Su despliegue tiene en consideración el tipo de vegetación circundante. Su montaje requiere habitualmente dos personas y puede llevar varias horas, en función de la superficie a cubrir. La red cae encima del animal cuando éste topa con ella y

termina por enredarlo completamente sin que exista riesgo de fractura de sus extremidades. Puede capturar uno o varios individuos simultáneamente.

- Red Tipo "Senda": pequeñas redes, de unos 3x3 m como máximo, rodeadas por cuerda tensora que les confiere estabilidad en su forma. Las variantes que se prepararon fueron paños desprendibles (adaptables al ancho de senda y similares en su concepción a las redes de pradera), bolsas levadizas (red extendida y camuflada en el suelo) y redes de caída (red cuadrada que cuelga por su punto central de una rama gruesa). Estos modelos de redes se diseñaron para su utilización en pasos y veredas donde había sido detectado previamente un tránsito continuo y permanente de corzos. Tienen como ventajas su enorme versatilidad, facilidad de transporte y de montaje. Requieren una sola persona para su manipulación. Se apoyan para su montaje en la densa vegetación que pueda existir a ambos lados de la vereda y permiten capturar a un solo individuo cada vez.

Lazos

Construídos a partir de cable de acero revestido de una funda de plástico grueso y con un tope adaptable para evitar una presión excesiva sobre la pata o el cuello del animal. Van montados al final de una goma tensora (que amortigua el efecto de los tirones que da el animal al ser capturado) y ésta se dispone amarrada a una rama gruesa suelta o pequeño matorral, nunca a un punto fijo. El objetivo de este mecanismo es permitir un pequeño desplazamiento del animal inmediatamente tras su captura, que además de contribuir a que cese en su forcejeo más rápidamente y a que sufra un menor estrés, evita que se produzca un tirón brusco con posibles consecuencias negativas sobre el ejemplar. El modelo básico se adaptó a dos posibilidades: "lazo de cuello" (el animal introduce su cabeza y al topar el cuerpo con el lazo, éste se cierra) y "lazo de pata" (activado al introducir el animal cualquiera de sus extremidades). La mayor versatilidad del lazo de cuello nos llevó a recurrir preferentemente a él.

Cajón de captura

El cajón de captura permanente, sistema de trampeo empleado con profusión y con excelentes resultados en la captura de corzos en varios países europeos (Francia, Boutin *com. pers.*; Alemania, Thor *com. pers.*; Suecia, Cederlund, *com. pers.*), fue adaptado para su instalación en la RPNG. Se construyó metálico, con dimensiones 1x1x2 m y con puertas de chapa montadas sobre guías de 2 m de altura. Instalado en el principal acceso a una pequeña pradera de uso frecuente por los ejemplares, se mantuvo operativo durante la mayor parte del año 1992.

Campañas de trampeo

Las campañas de captura de animales en la RPNG, de carácter no permanente, suponían el trampeo intensivo de una zona concreta de la RPNG durante varios días, con vigilancia continua sobre las trampas. Estas campañas comenzaron en febrero de 1990 y se desarrollaron hasta octubre de 1992 (Tabla 4.1 y Figura 4.2).

Tabla 4.1.- Campañas de trampeo efectuadas en la RPNG y resultados obtenidos. N: días de trampeo. Zona: situación del área de captura (véase la Figura 4.2). Obs.: participantes en la campaña de trampeo. Cz: ejemplares capturados. Sistemas: véase descripción en el texto).

Fecha	N	Zona	Obs.	Cz	Sistemas (n°)
12/02/90	3	1	4	0	Red senda (4)
01/03/90	4	1	4	0	Red senda (11)
12/03/90	5	1	3	0	Red senda (12)
08/05/90	3	1	3	0	Red senda (4)
03/07/90	8	2	4	4	R. senda (1) y pradera (6); lazo (6)
07/07/90	4	1	3	1	R. senda (11) y pradera (1); lazo (6)
28/11/90	5	3	4	0	R. senda (8) y pradera (2); lazo (3)
30/06/91	4	2	3	3	Red pradera (1)
09/08/91	3	4	3	1	Red pradera (2)
30/09/91	20	5	3	3	Red pradera (2); lazo (3)
04/03/92	4	2	4	1	Red pradera (1)
27/06/92	8	2	4	1	Red pradera (1)
01/03/92	220	6	1	0	Cajón permanente

La zona de captura abarcaba entre las 20 y las 50 Ha. La prospección preliminar de la zona a cubrir, dirigida a la identificación de sendas de paso y enclaves de utilización preferente, se prolongaba hasta una semana. Una vez comprobado el paso efectivo y/o el uso reiterado de puntos concretos (mediante intercepción de hilos e impresión de huellas fundamentalmente), se escogían e instalaban los modelos de captura adecuados, generalmente una combinación de redes y lazos. Cada modelo disponía de su propio sistemas avisador de contacto (visual y/o auditivo). Tras la instalación de infraestructuras, se restringía la actividad en la zona durante un tiempo mínimo de 24 a 48 horas, para favorecer el restablecimiento de la normalidad en la misma. Durante el tiempo que permanecieron instaladas y activadas las trampas se mantuvo la zona bajo supervisión continua. En ningún caso se mantuvieron los animales entrampados más del tiempo estrictamente necesario para su marcaje y medición.

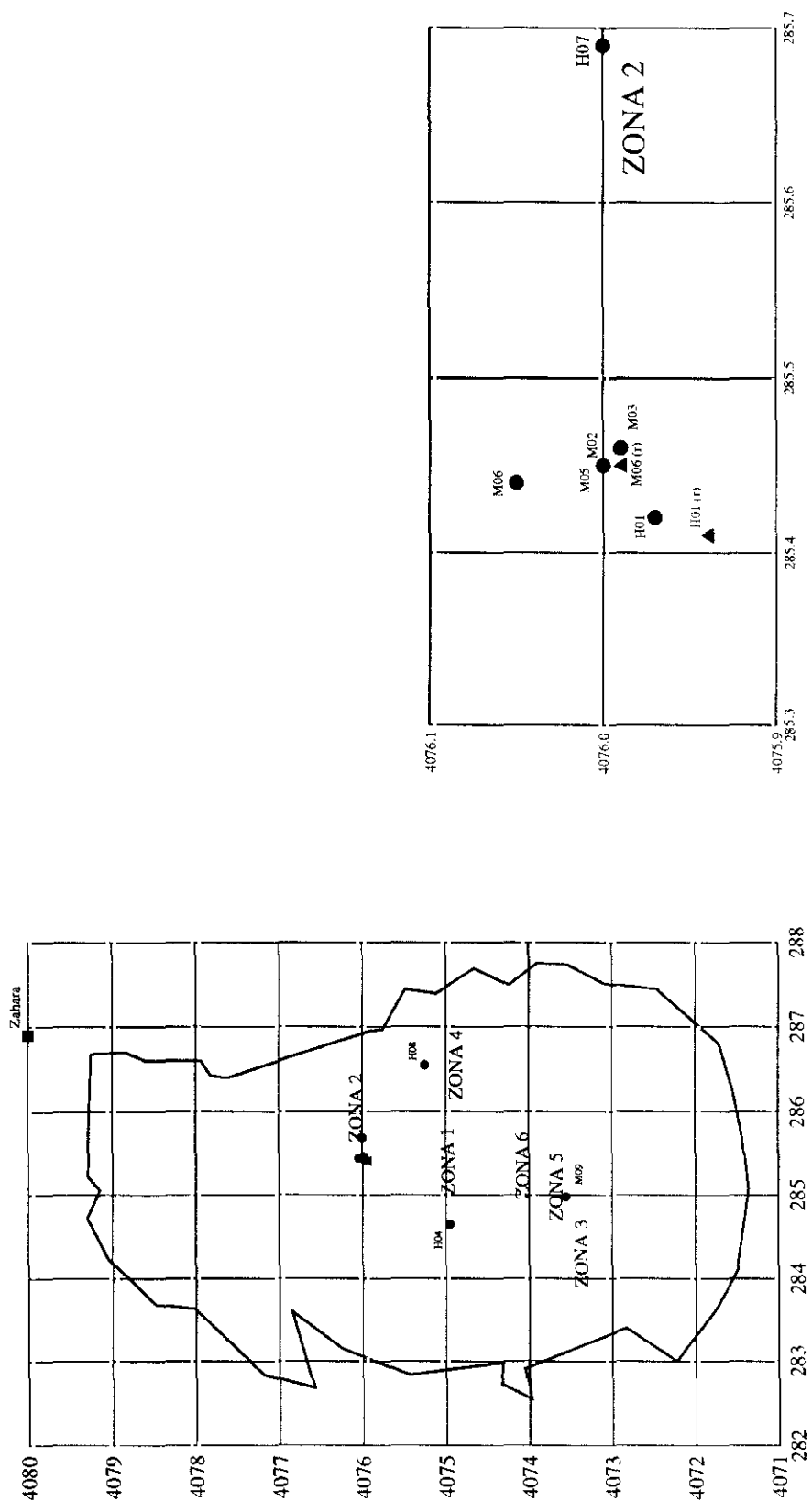


Figura 4.2.- Situación de las zonas de captura en la RPNG. Coordenadas expresadas según el sistema U.T.M.

El grueso de las capturas tuvo lugar en el atardecer (cuatro capturas entre las 19:00 y las 20:00 GMT) y amanecer (cinco capturas entre las 05:00 y las 06:30 GMT). El resto se distribuyeron espaciadas durante la noche (Tabla 4.2).

Tabla 4.2.- Ejemplares de corzo capturados en la RPNG.

Fecha	GMT	Sexo/Edad	Lugar	Sistema
03/07/90	20:00	Macho adulto	Zona 2	Red Pradera
04/07/90	19:35	Hembra adulta	Zona 2	Red Pradera
05/07/90	05:25	Macho adulto	Zona 2	Red Pradera
10/07/90	18:50	Hembra joven	Zona 1	Lazo Cuello
09/07/90	05:40	Hembra adulta	Zona 2	Red Pradera
30/06/91	05:50	Macho adulto	Zona 2	Red Pradera
01/07/91	06:25	Hembra adulta	Zona 2	Red Pradera
02/07/91	01:00	Macho adulto	Zona 2	Red Pradera
09/08/91	05:40	Hembra joven	Zona 4	Red Pradera
30/09/91	23:10	Hembra joven	Zona 2	Red Pradera
14/10/91	22:00	Macho joven	Zona 4	Lazo Cuello
16/10/91	19:30	Hembra adulta	Zona 4	Lazo Cuello
18/10/91	22:55	Macho adulto	Zona 5	Red Pradera
03/07/92	03:30	Macho adulto	Zona 2	Red Pradera

Valoración de las técnicas de captura empleadas

Los sistemas de trampeo empleados en la captura de corzos en la RPNG han merecido una valoración diferente en cuanto a su objetivo de captura, condiciones de aplicación, dificultad de montaje y efectividad (Tabla 4.3). El más rentable fue la utilización de paños de red desprendibles dispuestos en torno o en la inmediaciones de un punto de agua permanente. En zonas distantes de estos puntos de agua y con abundante presencia de matorral bajo, el empleo combinado de pequeñas redes envolventes y lazos parece ser la opción más adecuada. En cuanto al cajón de captura, nuestros resultados han desestimado su opción como sistema de trampeo adecuado para el corzo en este área.

Tabla 4.3.- Efectividad de los sistemas de trampeo utilizados para capturar corzos en la RPNG. (+): bajo; (++): medio; (+++): alto

	Red		Lazo	
	Pradera	Senda	Cuello	Pata
Captura	Múltiple	Individual	Individual	Individual
Aplicación	Claros	Veredas	Veredas	Veredas
Transporte	+++	+	+	+
Montaje	+++	++	+	+
Disparo	automático	auto/manual	automático	automático
Efectividad	+++	+	++	+
Riesgos	+	+	+++	++

La época más provechosa para capturar ejemplares ha sido el verano, siendo la zona 2 la que mayor éxito de captura ha deparado. En esta zona destaca la presencia de una charca permanentemente inundada. Esto resultados pueden relacionarse con la relevancia que adquieren, durante el período de estío, los escasos puntos de agua permanentes ubicados en la RPNG (véase el Capítulo 9). Los crepúsculos se apuntan como el periodo de la jornada más propicios para la captura. No parece existir ninguna tendencia hacia una probabilidad diferencial de captura ni en función del sexo ni de la edad de los ejemplares.

Marcaje

Cuando un animal era capturado en una trampa, dos o tres personas se encargaban de su manipulación. Inmediatamente tras su captura, el animal era inmovilizado y sedado. El tranquilizante empleado fue maleato de acepromazina al 0,5% ("Calmo-neosan inyectable", Neosan S.A.) aplicado mediante inyección intramuscular en la región glúteo-femoral. Las dosis empleadas fueron de 1 a 1,5 ml para juveniles y hembras adultas (peso inferior a 20 kg) y de 2 a 2,5 ml para machos adultos (peso superior a 20 kg). El tiempo de inducción del fármaco por vía intramuscular es de 10 a 20 minutos. Este tranquilizante es el más potente de los derivados de la promazina, compuestos solubles en agua, sedantes, anticonvulsivos, que poseen un cierto grado de analgesia, deprimen la actividad cerebral y, en particular, reducen la actividad cortical (véase Seal y Bush 1987). Uno de los inconvenientes farmacológicos de estos derivados es su efecto sobre el centro termorregulador del cerebro, que puede llegar a ocasionar

una hipertermia anormal. Una dosis excesiva puede producir somnolencia, síntoma más frecuente en animales domésticos que en especies silvestres (Berthier 1986).

Tras esperar el tiempo necesario para que el calmante hiciera su efecto, se colocaba un radiocollar (detalles en el apartado siguiente) ajustado al tamaño del cuello del ejemplar. Se efectuaba un examen corporal externo del animal para evaluar su estado general. Esto incluía la retirada de los parásitos externos detectados y la cura de las posibles heridas. En caso de apreciarse raspaduras o cortes, se aplicaba sobre la herida un desinfectante con cloranfenicol y violeta de genciana ("Cloranfenicol", Laboratorios Iven). A continuación se le marcaba con un botón auricular redondo de plástico numerado y coloreado (Allflex S.A.), de dos cm de diámetro en la oreja izquierda (machos) o en la derecha (hembras), para facilitar posibles identificaciones futuras en caso de recaptura, avistamiento o aparición de cadáveres. Tras ello, el animal era liberado en las proximidades del lugar de captura, transcurridos generalmente entre 30 y 60 minutos desde la misma.

Radioseguimiento

La biotelemetría (transmisión de información biológica a distancia) se ha consolidado como método efectivo de aproximación al estudio de la ecología de especies de vertebrados que, tanto por las características del medio en que viven como por sus hábitos comportamentales, son difíciles de abordar mediante métodos de observación directa (White y Garrot 1990, Harris *et al.* 1990, Beltrán 1988 y 1991). En el presente trabajo convergían las dos circunstancias citadas (medio cerrado y carácter esquivo de la población), por lo que se consideró adecuado recurrir a esta técnica.

Equipo

El material de radioseguimiento se compone, en esencia, de (1) emisores de radio con frecuencias diferentes montados sobre collares de cuero o plástico que incorporan antenas emisoras, (2) receptores provistos de un discriminador de frecuencias y c) antenas receptoras direccionales (consúltense Kenward 1987, Smith y Amlaner 1988, y White y Garrot 1990 para descripciones detalladas de los componentes, su montaje y el funcionamiento general del equipo).

El material utilizado en este estudio fue proporcionado por dos empresas del sector, la británica BIOTRACK (receptores M-57, antenas YAGI de tres elementos y radioemisores TW-2 con sensores de actividad, montados sobre collares de cuero y emitiendo en la banda de 167 Mhz) y la sueca TELEVILT (receptores RX-81, antenas Yagi de 4 elementos y radioemisores TXD-2S para la banda 151-152 Mhz, con sensores de actividad montados sobre collares de plástico).

Animales radiomarcados

Se ha realizado, entre 1990 y 1992, el seguimiento de nueve corzos, cuatro hembras y cinco machos (Tabla 4.4). Todos eran ya adultos en el momento de su marcaje (medidas corporales en la Tabla 4.5). Dos de los ejemplares (H01 y M06) fueron recapturados, sustituyéndoseles el radiocollar que portaban. Seis de los animales fueron capturados en puntos relativamente próximos entre sí, dentro de la Zona 2 de captura (véase la Figura 4.2).

El periodo de radioseguimiento de cada ejemplar osciló entre un mínimo de cinco y un máximo de veintiún meses. En varias ocasiones, el cese en el radioseguimiento fue impuesto por la pérdida de recepción de la señal, bien debido a fallos técnicos del radioemisor, bien por haberse cumplido con creces sus expectativas de funcionamiento (Tabla 4.4). En los demás casos se fijó una fecha límite de recogida de datos para el presente estudio.

Para una de las hembras (H01), en las dos ocasiones en que fué capturada (a primeros de julio de 1990 y de 1991), se pudo comprobar su condición de hembra criando (mamas llenas de leche y avistamientos, en ambos años, de dos crías siguiéndola).

Tabla 4.4.- Ejemplares equipados con un radioemisor, periodo de seguimiento, área de captura y equipo técnico utilizado. NM: número de meses de seguimiento; Zona: véase la Figura 4.3. (+) Interrupción imprevista en la recepción de la señal por fallo técnico del radioemisor; (*) Fecha final de los datos considerados en el presente trabajo. Eq.: material (B: Biotrack; T: Televilt).

Ejemplar	sexo	Inicio	Final	NM	Zona	Eq.
H01	hembra	04/07/90	15/11/90+	4	2	B
recaptura		01/07/91	31/10/92*	16	2	B
M02	macho	03/07/90	18/12/90+	5	2	B
M03	macho	04/07/90	05/02/91+	6	2	B
H04	hembra	10/07/90	13/04/92	21	1	B
M05	macho	02/07/91	31/10/92*	15	2	B
M06	macho	30/06/91	07/03/92	9	2	B
recaptura		07/03/92	20/04/92+	1	2	T
H07	hembra	30/09/91	31/10/92*	13	2	T
H08	hembra	16/10/91	31/10/92*	12	4	T
M09	macho	18/10/91	31/10/92*	12	5	T

Tabla 4.5.- Medidas corporales de los ejemplares seguidos por radio-rastreo. Todas las longitudes en mm y el peso en Kg. CC: longitud cabeza-cuerpo; LT: longitud del tronco; MCT: mitad del contorno del tórax; AC: altura a la cruz; PA: longitud de la pata anterior; PP: longitud del pie posterior; O: longitud de la oreja; CUE: perímetro del cuello; PESO: peso corporal (descripción de las medidas en Braza et al. 1994a).

	CC	LT	MCT	AC	PA	PP	O	CUE	PESO
Hembras:									
H01	1070	572	370	645	487	275	135	265	20,0
H04	1070	530	310	635	440	330	130	295	17,5
H07	1108	580	330	655	395	--	130	238	15,5
H08	1080	510	405	610	425	220	113	--	19,5
Machos:									
M02	1080	550	330	540	--	275	130	390	--
M03	1161	520	340	--	430	290	134	360	21,0
M05	1198	581	342	693	461	294	130	--	25,5
M06	1180	565	335	702	465	283	123	--	22,5
M09	1108	540	425	730	470	290	92	305	20,0

Planificación del radioseguimiento

Una cuestión fundamental en la planificación y desarrollo de un sistema de radioseguimiento es que las radiolocalizaciones recogidas constituyan una muestra no sesgada de la trayectoria seguida por el ejemplar. Si se muestrea a intervalos regulares, el intervalo temporal establecido debe ser escogido de tal forma que no constituya un múltiplo de algún ciclo en el comportamiento del animal (Aebischer *et al.* 1993). En cuanto al seguimiento aleatorio, debe enfocarse hacia la obtención de localizaciones independientes entre sí para evitar los problemas derivados de la autocorrelación temporal de los datos (consúltense Swihart y Slade 1985a, 1985b y 1986, Solow 1990).

El diseño muestral para el radioseguimiento de corzos en la RPNG ha incluido dos tipos de muestreo:

Localizaciones diarias independientes (separadas como mínimo más de 24 horas), tendentes a la obtención de un número de localizaciones independientes óptimo para determinar el patrón estacional del uso del espacio.

Seguimientos intensivos de localización cada 4 horas en ciclos de 24/48 h., para determinar el patrón de actividad diaria en el uso del espacio.

Toma de datos

Se ha trabajado con cartografía 1:10.000 de la zona y con coordenadas UTM. Sobre esta cartografía se estableció una red de estaciones permanentes de escucha, con una precisión sobre mapa de ± 10 m. Previamente se había verificado la idoneidad de la recepción en la estación de escucha, mediante emisores control. A estas estaciones establecidas *a priori* se fueron añadiendo otras durante el periodo de estudio, contabilizándose un total de 128 puntos de escucha al final del estudio.

Toda orientación (estimación mediante brújula de la dirección de situación del animal, medida en grados desde un punto conocido) lleva asociada un error en su estimación, resultado de los condicionantes propios de percepción individual del observador, de las características técnicas del material empleado, de las condiciones

atmosféricas en el momento de registro de la información, de las características físicas y ecológicas del área de estudio, de la distancia entre el animal y el observador, y del propio movimiento del animal (Heezen y Tester 1967, Springer 1979, Lee *et al.* 1985, Garrot *et al.* 1986, Kenward 1987, Chu *et al.* 1988, Cottam y Storm 1988, Nams 1989, Harris *et al.* 1990, White y Garrot 1990, Schmutz y White 1990). Previo al inicio de la toma de datos, se comprobó la precisión de los observadores en la estimación de las orientaciones, mediante el establecimiento de radioemisores en diferentes puntos del área de estudio y el cálculo de las desviaciones entre la posición real y la posición estimada. El error máximo estimado, a distancias inferiores a un km, fue de ± 3 grados.

Estimación de las coordenadas de posición

Para aumentar la precisión en la estimación de las coordenadas de posición del animal, se recomienda (a) aumentar el número de orientaciones simultáneas empleadas en su cálculo, (b) buscar la perpendicularidad entre las mismas, (c) disminuir la distancia entre el observador y el animal, siempre que no llegue a influir en el comportamiento del mismo, y (d) reducir al mínimo el tiempo empleado entre las orientaciones (Kenward 1987, Harris *et al.* 1990, White y Garrot 1990). Además se recomienda disponer de información acerca del error asociado a la posición estimada para poder evaluar la precisión de la información recogida (Saltz y Alkon 1985, Saltz y White 1990, Samuel y Kenow 1992). Con el fin de asegurar la calidad de los datos, se optó por: (1) utilizar dos observadores simultáneos para reducir el tiempo de desplazamiento entre estaciones, (2) aumentar el número de orientaciones empleado en el cálculo de las coordenadas de posición de los ejemplares y (3) calcular el error obtenido en la estimación de las coordenadas de posición del ejemplar.

El cálculo de las coordenadas de situación del ejemplar a partir de la orientaciones se ha realizado con el programa "Locate II" (PACER, 1990). La mayor parte de las posiciones ("localizaciones") de los ejemplares se establecieron utilizando 3 ó 4 orientaciones en su estimación (Figura 4.3). El método seguido para la estimación de coordenadas y de sus áreas elípticas de incertidumbre asociadas ha sido el estimador de máxima probabilidad (MLE, Lenth 1981).

Se ha considerado que una localización era efectivamente válida cuando cumplía que: (1) se había invertido un tiempo inferior a los 20 minutos en registrarla y (2) el área de error (equivalente a la zona de incertidumbre en la posición real del animal) estimado era inferior a una hectárea. El 41,6% del total de localizaciones fueron desestimadas por incumplir uno o ambos criterios de validez. Por otra parte, no se ha incluido tampoco en el análisis de los resultados la información correspondiente a las dos semanas inmediatamente posteriores a la captura del animal, ya que en varias ocasiones se ha señalado que el individuo puede presentar alteraciones en su comportamiento en los días siguientes a su captura y liberación (Kenward 1987, White y Garrot 1990, Harris *et al.* 1990). En varias ocasiones, las estimaciones de posición fueron confirmadas por la observación directa del ejemplar radiomarcado.

La distancia mínima entre los observadores y los ejemplares radiomarcados, calculada *a posteriori* tras conocer las coordenadas de posición del animal, ha oscilado entre los 400 y los 800 m.

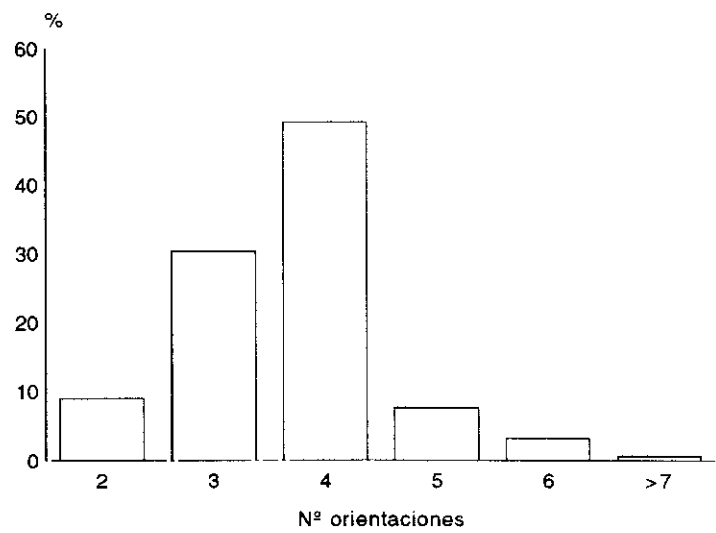


Figura 4.3.- Número de orientaciones empleado para establecer las coordenadas de situación de los ejemplares de corzo radiomarcados en la RPNG.

Estimadores de las áreas de campeo

La proliferación de técnicas paramétricas y no paramétricas propuestas para la estimación de áreas de campeo a partir de datos de radioseguimiento (Mínimo polígono convexo, Mohr 1947; Conteo de celdillas, Siniff y Tester 1965, MacDonald *et al.* 1980; Distribución de Uso, Van Winkle 1975, Ford y Krumme 1979; Métodos bivariados, Jennrich y Turner 1969, Koepl *et al.* 1975, Samuel y Garton 1985; Transformación Fourier, Anderson 1982; Distribución Circular, Don y Rennolls 1983; Media Armónica, Dixon y Chapman 1980, Spencer y Barret 1984; Método Kernel, Worton 1989; Análisis cluster bidimensional, Kenward 1987; Análisis geometría fractal, Loehle 1990) ha motivado que se hayan diseñado estudios específicos para evaluar las condiciones de aplicación de cada uno de los métodos (Mohr y Stumpf 1966, Van Winkle 1975, Voight y Tinline 1980, Bekoff y Mech 1984, Spencer y Barret 1984, Swihart y Slade 1985a) y se hayan realizado estudios comparativos entre los estimadores propuestos (p.e. Van Winkle 1975, Jaremovic y Croft 1987, Worton 1987, Samuel y Garton 1987, Mykytka y Pelton 1988, Boulanger y White 1990).

Los métodos propuestos difieren en asunciones metodológicas y en requerimientos muestrales, e incluso, cuando se aplican al mismo conjunto de datos, en la interpretación y en la magnitud del tamaño del área de campeo. En general, se recomienda que la estimación del tamaño de las áreas de campeo se haga por al menos dos métodos complementarios, uno paramétrico y otro no paramétrico (Harris *et al.* 1990, White y Garrot 1990). Dadas las características de este estudio, se han seleccionado la Media Armónica y el Mínimo Polígono Convexo, reconocido como los métodos más versátiles y ampliamente utilizados en la actualidad tanto en cérvidos (p.e. Nugent 1994) como en otras especies (p.e. Ferreras 1994).

El estimador basado en la Media Armónica (MA, Dixon y Chapman 1980) resulta el método de estimación de áreas de campeo más adecuado entre los métodos probabilísticos que calculan áreas de actividad animal (Spencer y Barret 1984, Jaremovic y Croft 1987, Boulanger y White 1990). En función de los valores de la media armónica, define isopletas que delimitan áreas con la misma actividad animal. Entre las principales ventajas del método destacan que proporciona información sobre la intensidad de uso del área de campeo, permite definir un mapa de actividad del ejemplar y es menos sensible a la influencia de las localizaciones extremas. Como estimador del tamaño del área de campeo de los corzos en la RPNG se ha utilizado el contorno definido por las isopletas del 90% de la media armónica (MA90). El tamaño de

cuadrícula durante el análisis se ha fijado en 100 m. para poder comparar los resultados entre ejemplares.

El Mínimo Polígono Convexo (MPC, Mohr 1947) define el área de campeo como la superficie encerrada al conectar las localizaciones periféricas de tal forma que los ángulos interiores nunca superen los 180° (Schoener 1981). Es un estimador del área total utilizada. La principal ventaja del MPC se resume en que es la única técnica de análisis para cálculo de áreas de campeo que, de acuerdo con su fundamento teórico, es estrictamente comparable entre diferentes estudios, por lo que se recomienda su inclusión como uno de los métodos de análisis en cualquier estudio (Harris *et al.* 1990, White y Garrot 1990). Además, es uno de los métodos más robustos para el análisis de tamaños muestrales (número de localizaciones) pequeños. No obstante, cabe recordar que la desventaja más citada de este método es que da igual importancia a todas las localizaciones, incluso las más dispersas, y esto puede llevar a la inclusión en el área de campeo estimada de grandes porciones de terreno no visitadas nunca por el ejemplar. Además, al no ser un método probabilístico, no informa acerca de la estructura y de la intensidad de utilización del área de campeo (Schoener 1981, Jaremovic y Croft 1987).

La definición de áreas nucleares ("core areas", inicialmente definidas por Kaufmann 1962, en Samuel y Green 1988) dentro del área de campeo de un animal supone una importante herramienta conceptual en la delimitación de áreas seleccionadas de descanso, refugio o alimentación. En la práctica, tales áreas quedan definidas como la porción del área de campeo del animal que excede un patrón de uso similar (Samuel *et al.* 1985). Sin descartar otros métodos propuestos (Dixon y Chapman 1980, Samuel *et al.* 1985, Samuel y Green 1988), cuando se utiliza como estimador del área de campeo la MA, es habitual que las áreas nucleares queden definidas por el 50% de las localizaciones (p.e. Forde 1989, Nugent 1994, Ferreras 1994, Villafuerte 1994).

El centro de actividad se puede definir como una posición teórica (la media de las coordenadas horizontales y la media de las coordenadas verticales de todas las localizaciones de un mismo individuo) o bien como una posición real (la localización animal con la menor distancia armónica al resto). Ambas estimaciones suelen situarse muy próximas, por lo que desde un punto de vista práctico suelen ser intercambiables. En la RPNG se ha optado por que el centro de actividad refleje una posición que realmente haya sido ocupada por el ejemplar. Las estimaciones de áreas de campeo, áreas nucleares y centros de actividad se han realizado mediante el programa SEAS (Cary 1989).

Análisis estadísticos

En el análisis de los datos se han utilizado test estandarizados tanto paramétricos como no paramétricos, dependiendo del tipo y de la distribución de las variables (Siegel 1986, Zar 1984, SAS 1989, Fowler y Cohen 1990). Como paso previo al análisis paramétrico, se comprobó el ajuste de la distribución de las variables a una distribución normal (estadísticos W de Shapiro-Wilk y D de Kolmogorov; descripción y referencias en Zar 1984); cuando fue necesario, se recurrió al ajuste de la distribución original mediante transformaciones algebraicas (descritas en Zar 1984 y SAS 1989). Se ha comprobado la homogeneidad de la muestra entre ejemplares siempre que ha sido necesario y se han detallado los resultados, para aquellos casos en los que se han detectado diferencias estadísticamente significativas, en el apartado correspondiente.

Las distribuciones de frecuencias se han comparado mediante el Test de la G (para observaciones), el Test de la t de Student (medias) y el Test de la Z (para porcentajes), todos ellos descritos en Zar (1984). En el caso concreto de las tablas de contingencia 2x2, se ha empleado el Test de probabilidad exacta de Fisher (Zar 1984, SAS 1989). En las tablas de contingencia, cuando la hipótesis nula fue rechazada, las celdillas que contribuyeron significativamente a la heterogeneidad fueron identificadas mediante el análisis de los residuos: una celdilla puede ser considerada como significativa ($p=0,05$ para una distribución χ^2 con 1 gl) si el residuo estandarizado, $(O-E)/\sqrt{E}$ es menor que -1,96 o mayor que 1,96 (Delius 1969 y Ainley 1974, en Southwell 1984b). En el análisis univariante, cuando los datos no satisfacían las condiciones de normalidad y/o homogeneidad de la varianza, se han empleado las pruebas no paramétricas de la U de Mann-Whitney (comparación de dos muestras) y el ANOVA no paramétrico de una vía de Kruskal-Wallis (Siegel 1986).

En el tratamiento y análisis de los datos se ha utilizado preferentemente el paquete estadístico SAS (SAS 1989). Se ha seguido la notación de dicho programa en la presentación de los resultados de los análisis: se indica el procedimiento SAS y el test realizado, el estadístico obtenido y el valor crítico de probabilidad inmediatamente superior o la expresión "ns" (no significativo). Para el análisis exploratorio de los datos (estadísticos descriptivos y condiciones de normalidad en la distribución de cada variable) se utilizaron los procedimientos PROC MEANS y PROC UNIVARIATE. Los valores promedio se han presentado en todos los casos acompañados del error estándar (ET). Con PROC FREQ se realizó el análisis de frecuencias y tablas de contingencia. Para el análisis univariante no paramétrico, SAS utiliza un procedimiento (NPAR1WAY

WILCOXON, SAS User's Guide Release 6.03, 1992) que se corresponde con los test habitualmente empleados en la literatura (Test de la U de Mann-Whitney para dos muestras independientes, Test de Kruskal-Wallis para tres o más muestras independientes y Test de rangos de Wilcoxon para muestras relacionadas). Este procedimiento NPAR1WAY WILCOXON no proporciona el valor de los estadísticos característicos de dichos test sino los estadísticos de aproximación de cada uno de ellos a la distribución normal ("Z", "T" y "Chi²" respectivamente; descripción en Zar 1984) junto con el valor de probabilidad correspondiente. Cuando las condiciones de normalidad y homocedasticidad lo permitieron, se empleó PROC ANOVA para el análisis paramétrico de la varianza. En caso de incumplimiento de estas condiciones, se ha utilizado PROC NPAR1WAY (análisis de la varianza no paramétrico de una vía) y PROC GLM. El análisis multivariante de datos categóricos se ha realizado empleando PROC CATMOD.

En casos concretos, que se detallarán en el apartado correspondiente, se ha recurrido al empleo de programas informáticos específicos comerciales o de elaboración propia (@ E. Collado, E. B. Doñana CSIC).

CAPITULO 5. DESCRIPCION DEL HABITAT Y DISPONIBILIDAD DE RECURSOS

5.1.- INTRODUCCION

El primer paso en el estudio de las relaciones entre una población animal y el medio que ocupa consiste en aislar, describir y medir los componentes del hábitat para dicha población (Ben-Shakar y Skinner 1988, Morrison *et al.* 1992, Bookhout 1995).

Entre los componentes que hasta ahora se ha comprobado que influyen de forma significativa en la distribución y el uso del hábitat de la especie destacan la topografía (Cederlund 1983), la estructura de la vegetación (Jackson 1980, Cederlund y Nystrom 1981, Maizeret y Tran Manh Sung 1984, Linnell y Andersen 1995), la disponibilidad de la vegetación en número de especies (Jackson 1980, Cibien *et al.* 1995) y abundancia relativa de las mismas (Aulak y Babinska-Werka 1990b y c), la fenología de la vegetación y, en concreto, el periodo de crecimiento vegetativo (Moen 1978), la cobertura de matorral (Henry 1978b) y las condiciones de refugio (Fruzinski *et al.* 1983).

El objetivo de este capítulo se centra en identificar, describir y cuantificar las principales características del hábitat en la RPNG, en cuanto a su potencial utilización por parte de la población de corzos. Los elementos evaluados han sido la topografía (altitud, pendiente y exposición) como componente abiótico y la vegetación (fisionomía y composición) como componente biótico. El hábitat proporciona, además del sustento, las condiciones de refugio para la población animal, por lo que también se ha analizado el grado de protección que, en términos de cobertura de ocultación, proporciona la vegetación al corzo.

5.2.- METODOS

La visión del área de estudio como un retículo de celdillas regulares, sobre cada una de las cuales se van identificando y evaluando las características de hábitat, es un método ampliamente utilizado y recomendado en la investigación de la interacción de una población con el medio que ocupa (p.e. Porter y Church 1987, Bookhout 1995). La cuestión clave se centra a menudo en fijar el tamaño de celdilla que se va a utilizar. Los criterios que deben prevalecer en su selección deben aunar la maximización del tamaño muestral de las celdillas con la maximización también en la variación de las características del hábitat entre las celdillas. Es decir, se debe seleccionar un tamaño de celdilla que optimice la percepción de la variación en el patrón de uso espacial y las características del hábitat (Porter y Church 1987). Considerando las dimensiones de la RPNG y las características espaciales de la población (véase el Capítulo 7), se ha fijado el tamaño de celdilla en 100 x 100 m.

La descripción del hábitat ha requerido la realización de mapas cartográficos para permitir sintetizar y geo-referenciar la información adquirida. Para incrementar la eficacia en la organización y el análisis de los datos de hábitat (ver p.e. Haslett 1990, Allen *et al.* 1991), a la vez que facilitar la realización de la cartografía, se ha manejado la información en un sistema de información geográfica (SIG) tipo reticular ("raster") (IDRISI 4.1, Clark University, USA).

El sistema ha utilizado como geo-referencia el sistema de coordenadas UTM y una resolución de celdilla de 100 x 100 m. En los mapas generados a partir de variables cuantitativas se han agrupado los valores originales en rangos para facilitar su lectura e interpretación, ya que la utilización de un número reducido de clases dentro de cada variable permite una categorización de las mismas fácilmente discriminable sobre el terreno (p.e. Southwell y Fletcher 1988). La elección de los rangos se ha realizado con arreglo a criterios estadísticos (valor de la media y posición de cuartiles) y de representación gráfica. Junto a cada mapa, se presenta el histograma de frecuencias para los rangos considerados.

5.2.1.- Topografía

Se ha utilizado como base para la extracción de información la cartografía 1:10.000 del PNG (Agencia de Medio Ambiente, en prep.), con una resolución en las curvas de nivel de 10 m. Sobre la superficie de la RPNG se definió una red de puntos equidistantes 50 m entre sí, de acuerdo con el sistema de coordenadas UTM. Para cada uno de los puntos del retículo se extrajo el valor de altitud; cuando éste estuvo situado entre dos curvas de nivel, se consideró el valor medio. A partir de esta información, se calcularon el mapa de pendientes y el mapa de exposiciones (cuadrículas de 100 x 100 m), mediante un programa informático de diseño propio (E. Collado, E. B. Doñana CSIC) que permitió asignar un valor medio de pendiente (en porcentaje) y de exposición (en grados) a cada una de las celdillas del retículo.

5.2.2.- Vegetación

A partir de la fotografía aérea de la RPNG (año 1986, escala 1:10.000) se diferenciaron unidades ambientales según el criterio de "grado de protección del suelo por parte de la cubierta vegetal" (F.A.O. 1991). Esta información se transportó directamente a cartografía 1:10.000 para el muestreo de campo. Sobre cada una de las 43 unidades ambientales resultantes, cuyo tamaño varió entre 30 y 200 Ha, se diseñó una red de itinerarios de muestreo para el inventario y evaluación del componente leñoso de la vegetación. Estos itinerarios tenían una longitud de un kilómetro (o en su defecto el diámetro máximo de la unidad ambiental) y se dispusieron de forma aleatoria. Se realizaron entre uno y tres itinerarios por unidad ambiental, siempre por los mismos dos observadores y simultáneamente, para disminuir el error de muestreo debido al efecto observador (ver Gotfryd y Hansell 1985). La utilización de un sistema de posicionamiento global (GPS-50, Garmin Corp., USA) ayudó a determinar con precisión las ubicaciones de unidades ambientales e itinerarios de muestreo.

La fisionomía de la vegetación se ha analizado desde el punto de vista de los tipos estructurales, definidos a su vez a partir de la estratificación vegetal y la cobertura relativa alcanzados por cada estrato, medidas como porcentaje de superficie cubierta por la vegetación de dicho estrato. El inventario de las especies vegetales, su distribución y su abundancia relativa han sido los elementos mediante los cuales se ha analizado la composición y se han definido las comunidades vegetales. La nomenclatura botánica utilizada sigue a Valdés *et al.* (1987) y a Aparicio y Silvestre (1987). El objetivo se fijó

en caracterizar las comunidades vegetales presentes en el área de estudio en cuanto a su composición florística predominante, no siendo de nuestro interés la realización de un inventario fitosociológico detallado (véase Rivas-Martínez 1987). Se ha considerado únicamente la vegetación leñosa, incluyendo arbustos trepadores (madreselvas, *Lonicera spp.*; hiedra, *Hedera helix*) y herbáceas lianoides (como *Rubia peregrina*) y erectas (como *Ruscus aculeatus*) relevantes desde el punto de vista florístico por su importancia en la caracterización de los encinares mesomediterráneos (Aparicio y Silvestre 1987). No se han incluido las herbáceas por su escasa contribución a la dieta del corzo en las sierras andaluzas (inferior al 5% a lo largo de todo el año, Fandos *et al.* 1987 y Soriguer *et al.* 1994b), rasgo característico de la ecología trófica de la especie en hábitat forestales (consúltese el Capítulo 3).

La información referente a la vegetación fue inicialmente tratada como de origen vectorial en ARC/INFO (Environmental Systems Research Institute, USA), al que fue incorporado mediante la digitalización directa de unidades ambientales e itinerarios. De aquí fue convertida a información reticular, con un nivel de resolución en el tamaño de la celdilla de 100 x 100 m, para su posterior tratamiento con el programa IDRISI (Clark University, USA).

Fisionomía vertical

El sistema empleado para describir la fisionomía vertical de la vegetación sigue las pautas establecidas en el sistema jerarquizado de clasificación de la vegetación propuesto por la UNESCO (1973), basado en el aspecto y forma de vida, así como en características fisionómicas de la planta. Se han considerado tres categorías de estratos, definidas en función de la altura de la vegetación leñosa:

S: estrato subarbustivo (altura inferior a un metro).

B: estrato arbustivo (altura entre uno y tres metros).

A: estrato arbóreo (altura superior a tres metros).

Para cada uno de estos estratos se anotaba su existencia o no en cada unidad ambiental y su valor de cobertura espacial, medido como el porcentaje de superficie de dicha unidad ambiental ocupado.

Estructura

Para describir la estructura de la vegetación se ha considerado la definición de tipos estructurales. Se ha analizado simultáneamente la estratificación de la vegetación (presencia de uno o varios estratos) con los valores de cobertura (baja: inferior al 20%; media: entre el 20-60%; alta: superior al 60%) alcanzados por cada uno de ellos. Las categorías se han establecido en orden creciente de complejidad de acuerdo con los siguientes criterios:

ES1: Ningún estrato supera el 20% de cobertura.

ES2: Al menos un estrato presenta una cobertura media (entre el 20-60%), pero ninguno alcanza una cobertura alta (>60%).

ES3: Un estrato presenta una cobertura alta (>60%); los otros dos no superan las coberturas bajas (<20%).

ES4: Un estrato representado con cobertura alta (>60%) y al menos otro con cobertura media (>20% y <60%).

ES5: Dos estratos con valores de cobertura altos (>60%); el tercero puede desde estar ausente hasta presentar una cobertura baja o media.

ES6: Los tres estratos presentan coberturas altas (>60%).

En función de los criterios expuestos, puede considerarse que el aspecto de la ES1 equivale a pies dispersos de matorral y arbolado, con predominio de zonas abiertas de pastizal y/o roca desnuda, ES2 y ES3 denotarían el predominio de uno de los estratos de vegetación leñosa, con presencia más o menos dispersa de los otros, y ES4, ES5 y ES6 presentarían ya una organización pluriestratificada en grado creciente de complejidad. Todos los tipos estructurales definidos han sido encontrados en la RPNG, de acuerdo con las combinaciones de estratos y coberturas detalladas en la Tabla 5.1.

Tabla 5.1.- Tipos de estructuras de vegetación presentes en la RPNG. ES1 a ES6 : tipos estructurales. A: estrato arbóreo. B: estrato arbustivo. S: estrato subarbustivo. (-): cobertura del estrato < 20%. (=): cobertura del estrato entre el 20-60%. (x): cobertura del estrato > 60%.

ES1	ES2	ES3	ES4	ES5	ES6
A B S	A B S	A B S	A B S	A B S	A B S
- - -	- - =	- - x	- = x	- x x	x x x
	= - -		= - x	= x x	
	= - =		= = x	x = x	
			x - =	x x =	
			x = =		

Composición florística

Se ha considerado que una especie estaba "presente de forma relevante" en un itinerario de muestreo cuando se contactaba con un mínimo de cinco pies de dicha especie por km de longitud recorrido (para una banda de 5 m a cada lado, ampliada a 25 m para el estrato arbóreo debido a su menor representación). Los cepellones, donde es difícil individualizar a sus componentes, han sido considerados como un "pie" de planta. El criterio de presencia expuesto supone asumir una abundancia relativa mínima de cinco ejemplares/Ha (estratos subarborescente y arbustivo) y un ejemplar/Ha (estrato arbóreo) para cada leñosa inventariada.

La dominancia en la presencia de leñosas ha sido evaluada sólo en los estratos arbóreo y arbustivo. Se ha establecido que una especie era dominante cuando más de la mitad de los ejemplares contactados en el muestreo pertenecían a dicha especie. Se ha considerado dominancia compartida entre dos especies cuando ninguna superaba el 50% de representación pero entre ambas superaban el 75%. En los restantes casos, se ha considerado que no existe una dominancia clara.

Comunidades vegetales

La diferenciación de comunidades vegetales se ha realizado atendiendo a la presencia y dominancia de las especies de leñosas registradas, así como al grado de complejidad estructural alcanzado. La nominación de una comunidad como bosque lleva implícita la presencia de un estrato arbóreo con cobertura media o alta (>20%), quedando el apelativo matorral reservado a comunidades donde el estrato arbóreo, caso de estar presente, no superaba ese umbral del 20% de cobertura.

Fenología de la fracción leñosa de la flora

Se ha seguido la floración y la fructificación de las leñosas en la RPNG durante dos años consecutivos, 1990 y 1991. Consideramos que una especie está en flor y/o fruto cuando más de la mitad de los pies contactados en cada punto de muestreo presentan evidencias inequívocas de ello. La información final obtenida fue contrastada con la bibliografía (Valdés *et al.* 1987, Aparicio y Silvestre, 1987). Se incluye

información acerca del periodo de crecimiento vegetativo para algunas de las especies más relevantes (Yela 1995, datos inéditos).

5.2.3.- Cobertura de ocultación

La cobertura de ocultación (COc) se define como una característica del hábitat que proporciona al animal seguridad en sentido amplio, traducida en posibilidad de escape o refugio frente al ataque de predadores u hostigadores, posibilidad de mimetismo, parideras, etc. (Thomas *et al.* 1979). Queda determinada por la combinación de características topográficas con la estructura fisionómica de la vegetación (Thomas *et al.* 1979, Soriguer *et al.* 1994a; ver también Rasmussen 1993).

La estimación de la COc ha sido desarrollada a nivel informático por Lyon ("HIDE2", Lyon 1987). El programa asume un observador que está evaluando todos los puntos de un arco de 60 m de radio en incrementos de 2,54 cm. El porcentaje de tales puntos interceptados tanto por los troncos como por el follaje es considerado como bloqueo visual. El bloqueo visual a lo largo del arco es evaluado en unidades de 165 cm de ancho. Por definición, sólo aquellas unidades que proporcionan como mínimo un bloqueo visual del 90% son clasificadas como COc. Es decir, se considera que un hábitat ofrece una adecuada cobertura de ocultación cuando la vegetación que lo compone oculta (= bloquea la visión) el 90% del cuerpo de un cérvido a 60 m (Soriguer *et al.* 1994a).

En el cálculo de la COc en la RPNG se ha considerado que los estratos subarbustivo y arbustivo contribuyen con todo el follaje de sus componentes y que la aportación del arbolado se limita a la intercepción proporcionada por el tronco. Para estimar la COc es necesario conocer, además de la densidad de vegetación, las dimensiones medias (porte ó diámetro) de cada una de las especies. Para ello, se midieron treinta pies de planta por especie, estrato e itinerario. Las medidas se tomaron por la parte superior de la planta en el estrato subarbustivo y a un metro de altura para el follaje arbustivo y el tronco arbóreo. Posteriormente se calculó el tamaño medio que cada especie de leñosa había alcanzado, por término medio, en cada estrato (Tabla 5.2).

Tabla 5.2.- Diámetro máximo medio (\pm ET, en cm) para algunas de las principales leñosas de cada estrato en la RPNG. A: estrato arbóreo. B: e. arbustivo. S: e. subarbustivo.

Especie	A	B	S
<i>Quercus rotundifolia</i>	585 \pm 97	165 \pm 9	40 \pm 4
<i>Abies pinsapo</i>	497 \pm 60	152 \pm 27	45 \pm 3
<i>Crataegus monogyna</i>	420 \pm 55	187 \pm 23	58 \pm 4
<i>Arbutus unedo</i>	374 \pm 43	142 \pm 25	36 \pm 3
<i>Olea europaea</i> var. <i>sylvestris</i>	363 \pm 48	107 \pm 12	34 \pm 3
<i>Pistacia lentiscus</i>	314 \pm 52	165 \pm 28	66 \pm 10
<i>Phyllirea latifolia</i>	122 \pm 8	114 \pm 21	39 \pm 5
<i>Rubus ulmifolius</i>		208 \pm 26	42 \pm 5
<i>Cistus albidus</i>			59 \pm 3
<i>Cistus salvifolius</i>			53 \pm 7
<i>Phlomis purpurea</i>			33 \pm 4

Tras la entrada de información concerniente al diámetro y densidad de cada tipo de vegetación, el programa ubica aleatoriamente las plantas individuales de acuerdo con dicha información. Posteriormente se calcula el valor de bloqueo visual y de cobertura de ocultación que ofrece ese hábitat a un cérvido tipo. Dado que el resultado final de la estimación del bloqueo visual y del índice de refugio está condicionado por la generación aleatoria de las localizaciones individuales de las plantas, se han llevado a cabo treinta simulaciones independientes. A cada celdilla de la RPNG se le ha asignado como dato de bloqueo visual y COc el valor medio obtenido a partir de dichas simulaciones.

5.2.4.- Biomasa vegetal disponible y calidad nutricia del matorral.

La información acerca de la disponibilidad de biomasa vegetal y la calidad nutricia del matorral en la RPNG ha sido recogida por Soriguer y colaboradores, quienes han cedido dicha información para la elaboración de este apartado. Los métodos que se han empleado en la toma de datos se hayan profusamente descritos en Soriguer (1981 y 1988), Fandos (1986), Martínez (1992) y Soriguer *et al.* (1994a y 1994c).

5.3.- RESULTADOS

5.3.1.-Topografía

El perfil altitudinal de la RPNG muestra un modelado complejo: en apenas siete km de distancia en línea recta, se ascienden más de 1.300 m en una sucesión continua de valles y cumbres. Las alturas mínimas corresponden a los fondos de las gargantas (305 m en Garganta Verde, 350 m en Garganta Seca) y los máximos a las cumbres de la Sierra del Pinar (El Torreón, 1.654 m; San Cristóbal, 1.590 m). La altitud media (\pm ET) ha sido 868 ± 5 m. Los datos originales fueron agrupados para su tratamiento cartográfico en categorías, con rangos de intervalo de 200 en 200 m: *H1* (<501 m, altura mínima 305 m), *H2* (501-700 m), *H3* (701-900 m), *H4* (901-1.100 m), *H5* (1.101-1.300 m), *H6* (1.301-1.500 m) y *H7* (>1.501 m, altura máxima 1.654 m). La mayoría de la superficie (el 75%) se sitúa entre los 500 m y los 1.300 m. de altura. La distribución de los rangos de altitud pone de manifiesto la existencia de un gradiente altitudinal muy marcado en dirección N-S y en sentido ascendente (Mapa 5.1).

La RPNG tiene una pendiente media (\pm ET) del $46,4\% \pm 0,5\%$, lo que le identifica como un área claramente irregular. Los datos originales de pendiente se han agrupado en las siguientes categorías: *P1* (0-5%), *P2* (6-20%), *P3* (21-60%), *P4* (61-100%) y *P5* (>101%), para su representación cartográfica (Mapa 5.2). El patrón de distribución revela un predominio absoluto (65%) de las pendientes *P3*, junto con el hecho de que en la cuarta parte del terreno la pendiente sea muy acusada (superior al 60%). Las zonas llanas (*P1*) se distribuyen de forma muy dispersa, son siempre superficies pequeñas que no superan las 0,25 Ha y su importancia en el conjunto del área de estudio es mínima. En conjunto apenas suponen el 1% de la superficie total.

La disposición fundamentalmente transversal de las masas montañosas explica el que sean las exposiciones norteñas (NE, N y NO) las predominantes en el ámbito de la RPNG, superando en conjunto el 50% (Mapa 5.3). Este y oeste aparecen representados en proporciones similares, en torno al 12%, y las restantes se mantienen muy por debajo (7% para SO y S; 8,4% para SE). Se ha optado por considerar las cuatro categorías básicas en la elaboración del mapa de exposiciones (este, norte, sur y oeste); cada una de ellas, centradas en el punto cardinal correspondiente, reúne un arco de 90°. El norte aparece como exposición para el 40% de las celdillas, este y oeste se caracterizan por tener porcentajes similares (23%) y el sur recoge el 14% restante.

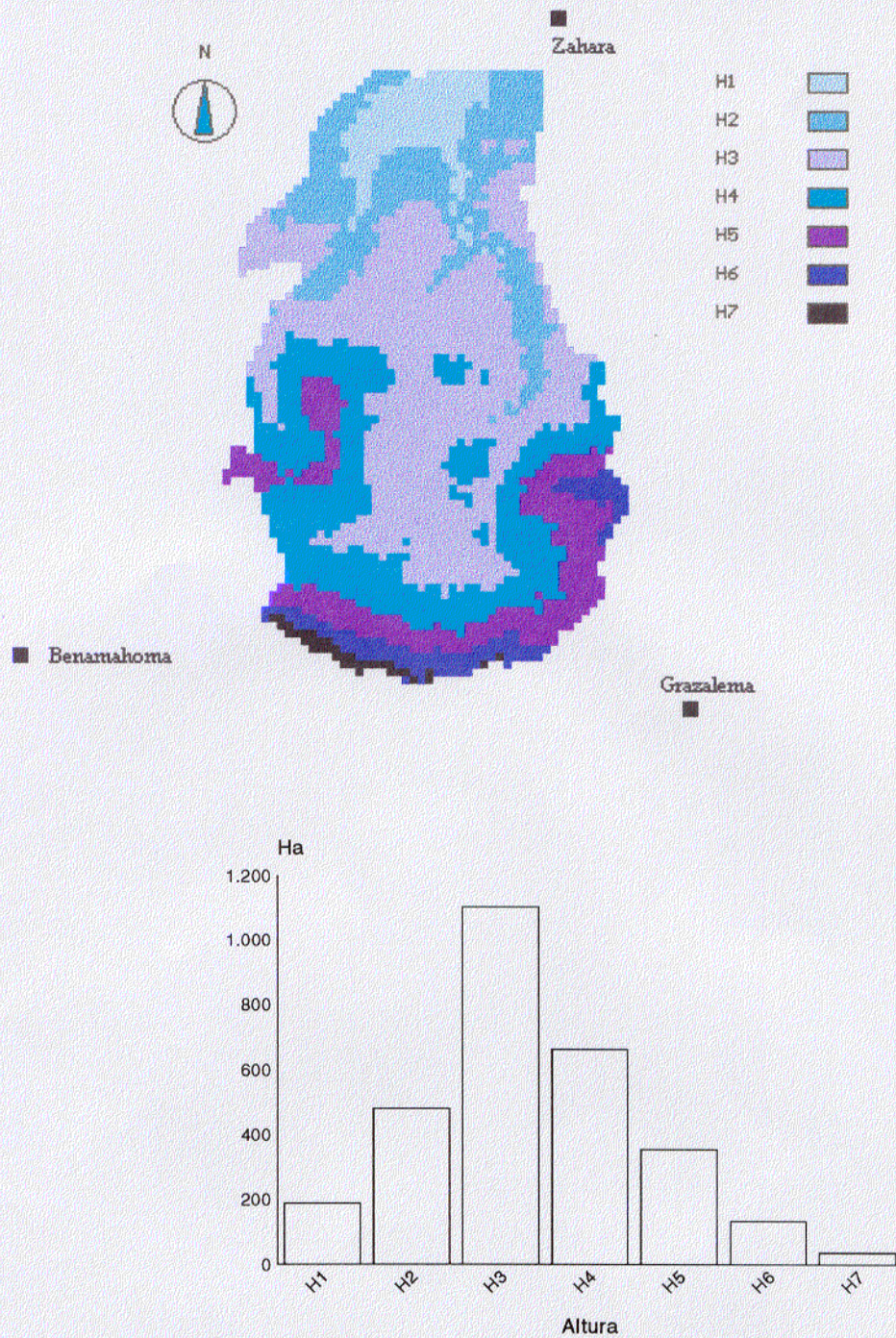
La combinación sobre el terreno de las características topográficas analizadas (altitud, pendiente y exposición) configura un relieve abrupto y sinuoso, con sucesión de crestas, lomas y gargantas (Mapa 5.4).

Las relaciones entre los pares de componentes topográficos del hábitat analizados han resultado estadísticamente significativas (Tabla 5.3). En la relación entre altitud y pendiente destacan las asociaciones positivas entre alturas superiores (H5, H6 y H7) con pendientes superiores (P4 y P5) y alturas intermedias (H3 y H4) con pendientes suaves (P2) e intermedias (P3). También las mayores pendientes (P5) están asociadas positivamente con las alturas mínimas (H1 y H2), que se corresponden con los fondos excavados de las gargantas. Entre las alturas predominan las exposiciones al norte, mientras que por debajo de los 700 m son mayoritarias las exposiciones al este. Por último, apenas hay relación entre pendiente y exposición, excepción hecha de las pendientes bajas (P2) con las exposiciones al sur.

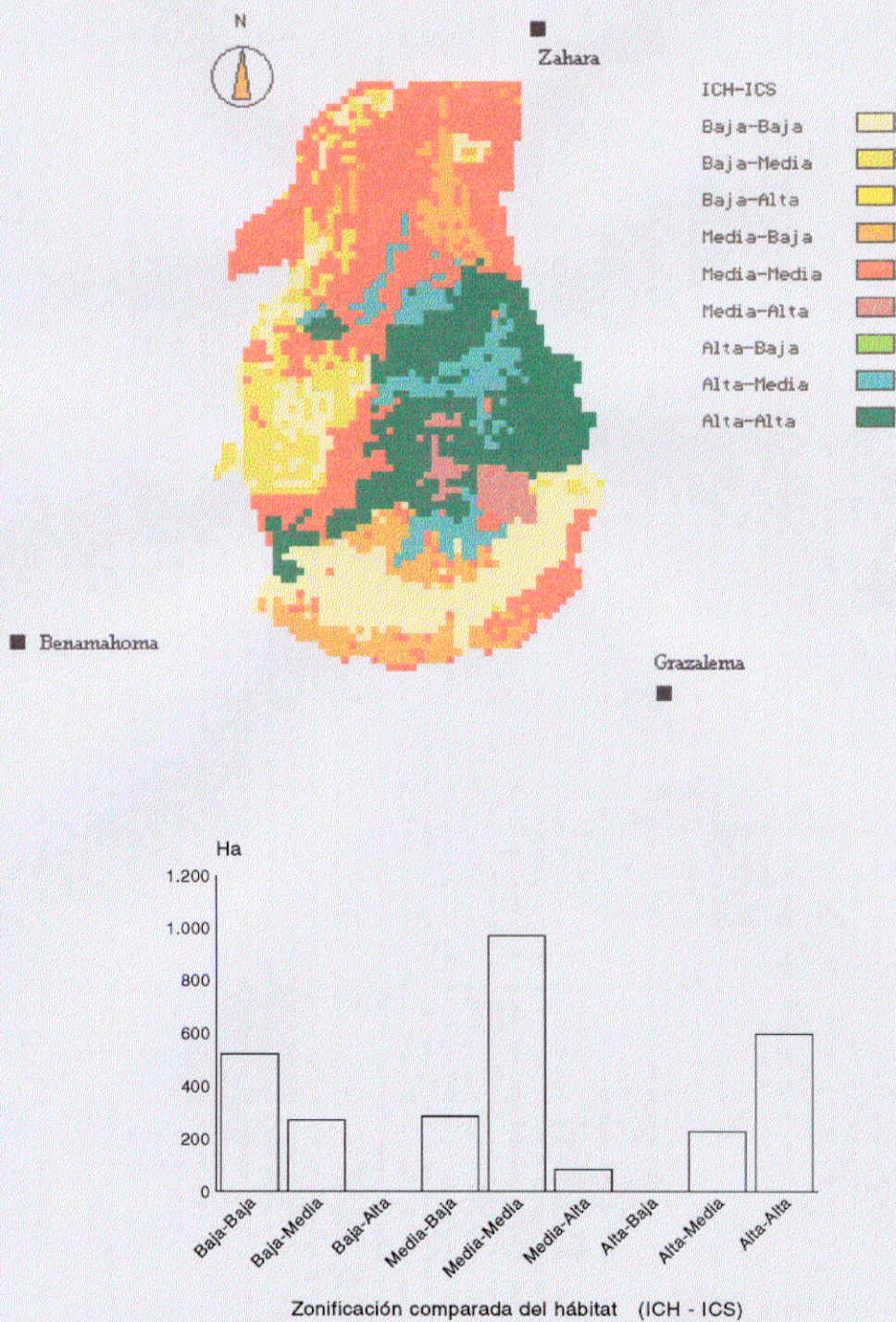
Tabla 5.3.- Relaciones entre los factores topográficos en la RPNG. Los signos (+) y (-) indican desviaciones estadísticamente significativas ($p<0,05$) de las frecuencias observadas en la celdilla correspondiente respecto a los valores esperados. El símbolo (.) indica la falta de significación estadística en la celdilla correspondiente. Altitud: H1: <500 m.; H2: 501-700 m; H3: 701-900 m; H4: 901-1100 m; H5: 1101-1300 m; H6: 1301-1500 m; H7: >1501 m. Pendiente: P1: <5%; P2: 5-20%; P3: 21-60%; P4: 61-100%; P5: >100%. Exposición: E: este; N: norte; O: oeste; S: sur.

	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7
P1
P2	.	.	+	-	-	.	.
P3	.	.	.	+	.	-	-
P4	-	.	-	.	+	+	+
P5	+	+	-	-	.	+	+
	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7
E	+	+	.	.	.	-	-
N	-	-	-	.	+	+	+
O	.	.	+	.	-	-	.
S	-	.
	P1	P2	P3	P4	P5		
E	.	-	.	.	.		
N		
O		
S	.	+	.	-	.		

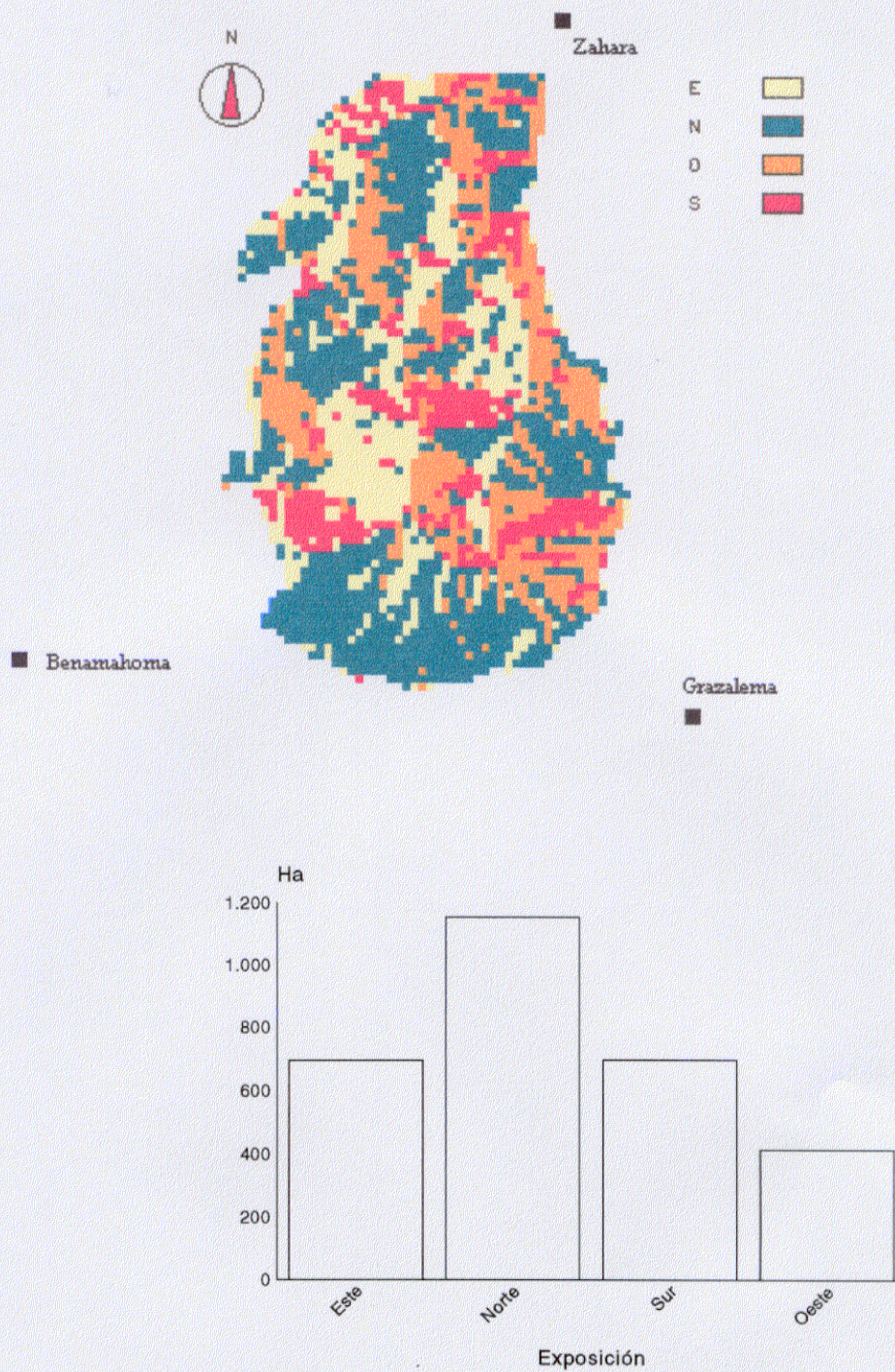
Altitud y pendiente:	G=499,44	gl=24, $p<0,0001$
Altitud y exposición:	G=227,23	gl=18, $p<0,0001$
Pendiente y exposición:	G= 34,10	gl=12, $p<0,001$



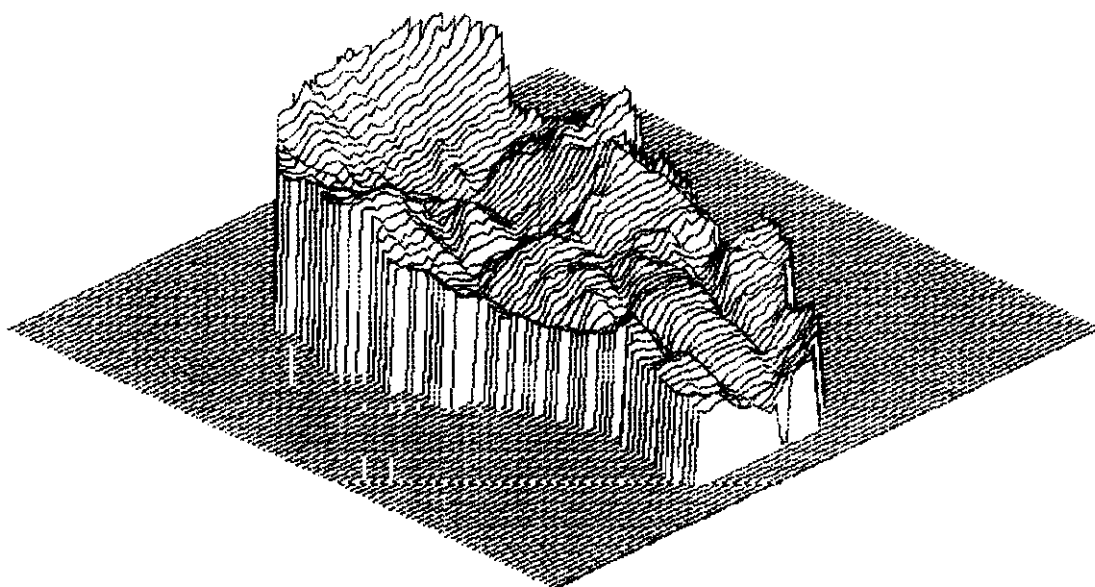
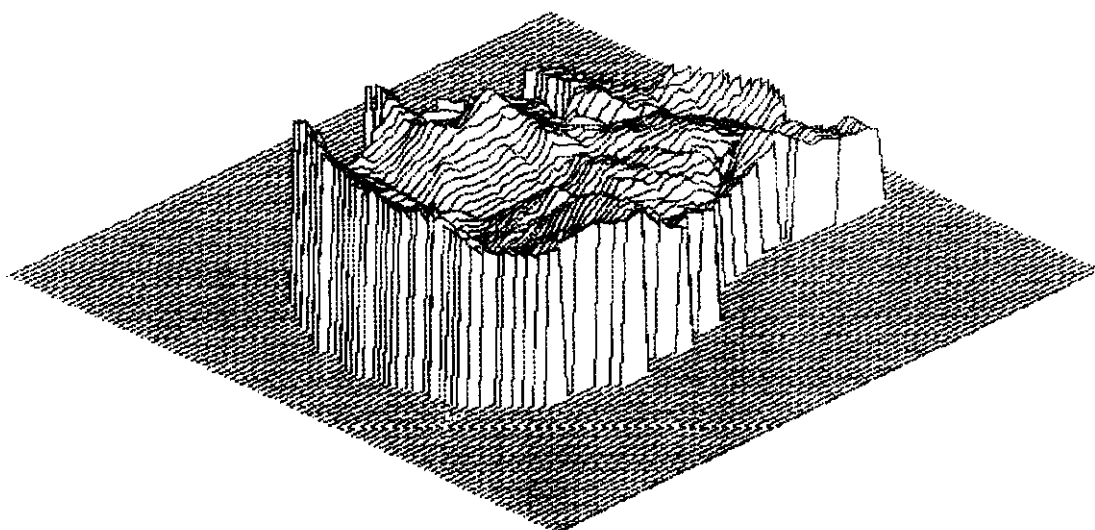
Mapa 5.1.- Rangos de altitud en la RPNG, medida en metros. Categorías: *H1* (< 500 m, altura mínima 305 m), *H2* (501-700 m), *H3* (701-900 m), *H4* (901-1100 m), *H5* (1101-1300 m), *H6* (1301-1500 m) y *H7* (> 1501 m, altura máxima: 1654 m).



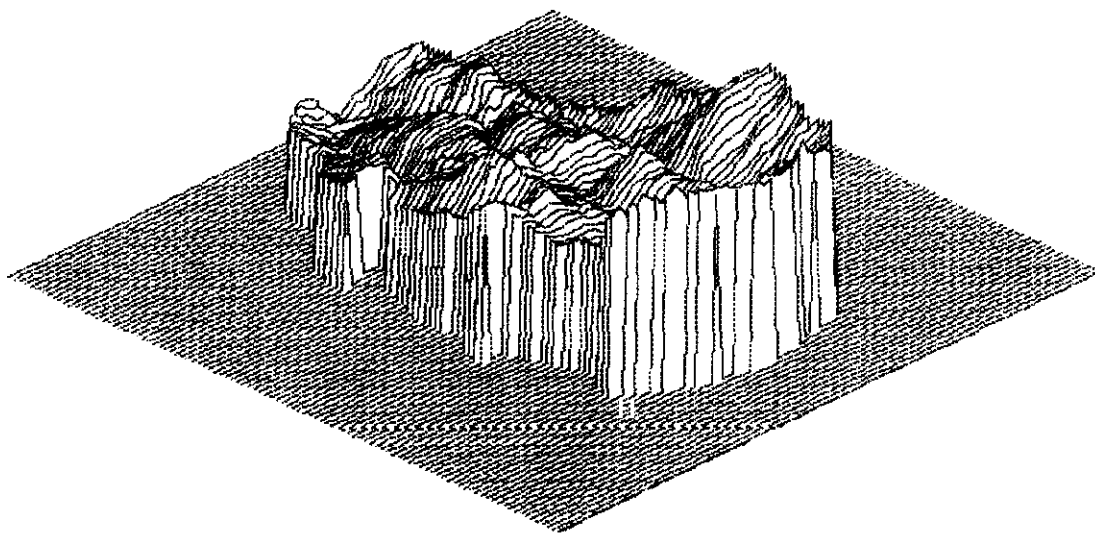
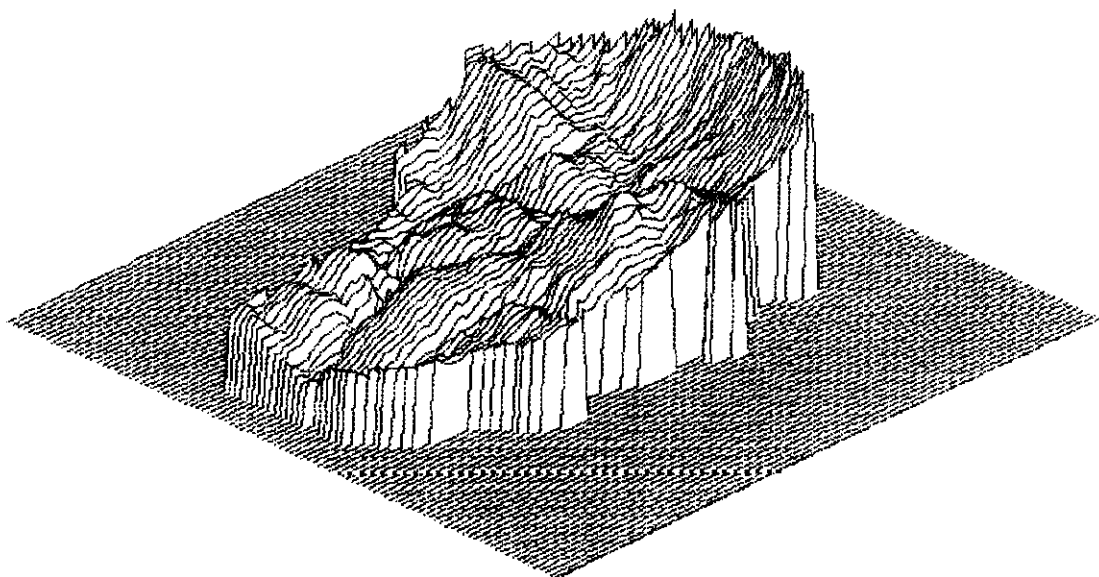
Mapa 9.6. Zonificación comparada de la calidad del hábitat en la RPNG en función de los índices ICH e ICS.



Mapa 5.3.- Exposiciones de la RPNG, medida en grados. Categorías centradas ($\pm 45^\circ$) en la posición de los puntos cardinales y con su misma notación: este (E), norte (N), oeste (O) y sur (S).



Mapa 5.4.- Perfil topográfico de la RPNG. Rotaciones de 45° y 135° en el sentido de las agujas del reloj, respecto a su situación real.



Mapa 5.4 (cont.).- Perfil topográfico de la RPNG. Rotaciones de 225° y 315° en el sentido de las agujas del reloj, respecto a su situación real.

5.3.2.- Vegetación

Fisionomía vertical

El estrato subarbusitivo cubre completamente la superficie de la RPNG (Tabla 5.4), alcanzando además valores importantes de cobertura (superiores al 20%) en prácticamente todo el territorio (Mapa 5.5). Los pastizales constituyen pequeñas manchas intercaladas entre zonas de matorral, y sólo alcanzan cierto nivel de desarrollo en las cumbres. La vegetación arbustiva, también distribuída casi de forma continua, aparece sin embargo como pies de planta más (cobertura inferior al 10%) ó menos (cobertura entre el 11-20%) dispersos en buena parte de las franjas sur, oeste y norte del área, en contraste con el compacto matorral arbustivo desarrollado en el interior y el este (Mapa 5.6). El estrato arbóreo ocupa cuatro quintas partes del territorio y en algo más de la mitad (56,6%) llega a constituirse en masas forestales apreciables con coberturas superiores al 20% (Mapa 5.7).

Tabla 5.4.- Superficie ocupada (en porcentaje) dentro de la RPNG por los estratos de vegetación leñosa en relación con las clases de cobertura.

ESTRATO	COBERTURA				
	0%	1-10%	11-20%	21-60%	61-100%
Arbóreo	17,4	14,4	11,6	24,3	32,3
Arbustivo	1,1	26,2	31,0	7,5	34,2
Subarbusitivo	0,0	0,0	3,7	34,1	62,2

Estructura de la vegetación

Las estructuras más complejas (ES4, ES5 y ES6) son mayoritarias (62,8%) frente a las restantes (37,2%). Cabe destacar el hecho de que el desarrollo estructural de la vegetación leñosa sea mínimo (ES1) en el 1,8% del área, frente a un desarrollo estructural máximo (ES6) en el 15%. Estas zonas ES6 se localizan en cuatro manchas independientes inmersas entre las restantes estructuras pluriestratificadas (Mapa 5.8).

La interacción entre cada uno de los factores topográficos (altitud, pendiente y exposición) y la estructura de la vegetación es significativa en todos los casos (Tabla

5.5). Las estructuras más complejas (ES5 y ES6) aparecen asociadas positivamente con la banda de los 700-900 m y negativamente con las restantes. Por debajo de los 700 m, predominan estructuras ES2, ES3 ó ES4, mientras que por encima de los 1100 m las estructuras pluriestratificadas están en significativa minoría. El nivel de pendiente sólo parece relevante para las estructuras ES3 (preferencia por las superiores al 60% y rechazo de las restantes), ES4 (asociada estrechamente con pendientes intermedias P3) y ES6 (vinculada a pendientes P2). Se ha comprobado la relación entre exposiciones y clases de estructura de vegetación (sur con ES1 y ES6, oeste con ES2, norte con ES4 y este con ES5. Véase la Tabla 5.5). La estructura ES3 no muestra relación con ninguna exposición dominante.

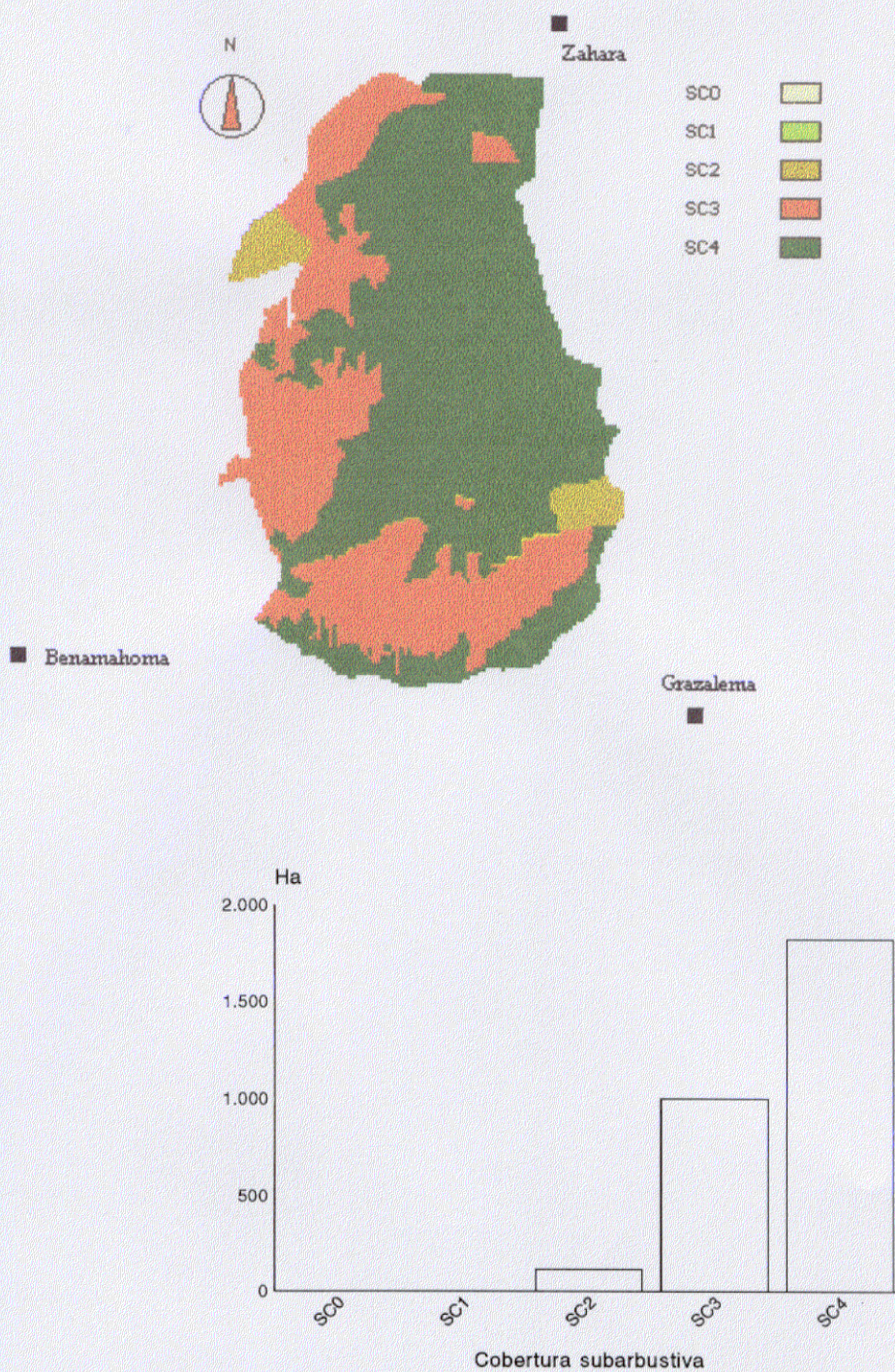
Tabla 5.5.- Relaciones entre la estructura de la vegetación y los factores topográficos. Los signos (+) y (-) indican, para la celdilla correspondiente, desviaciones estadísticamente significativas ($p < 0,05$) de las frecuencias observadas con respecto a los valores esperados. El símbolo (.) indica la falta de significación estadística. Altitud: H1: <500 m.; H2: 501-700 m; H3: 701-900 m; H4: 901-1100 m; H5: 1101-1300 m; H6: 1301-1500 m; H7: >1501 m. Pendiente: P1: <5%; P2: 5-20%; P3: 21-60%; P4: 61-100%; P5: >100%. E: este; N: norte; O: oeste; S: sur. ES1 a ES6: tipos estructurales de vegetación (detalles en métodos).

	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7
ES1	.	-	-	-	+	+	.
ES2	+	+	-	+	-	-	-
ES3	+	+	-	-	+	+	+
ES4	+	.	-	+	.	-	.
ES5	-	.	+	-	-	-	-
ES6	-	-	+	-	-	-	-

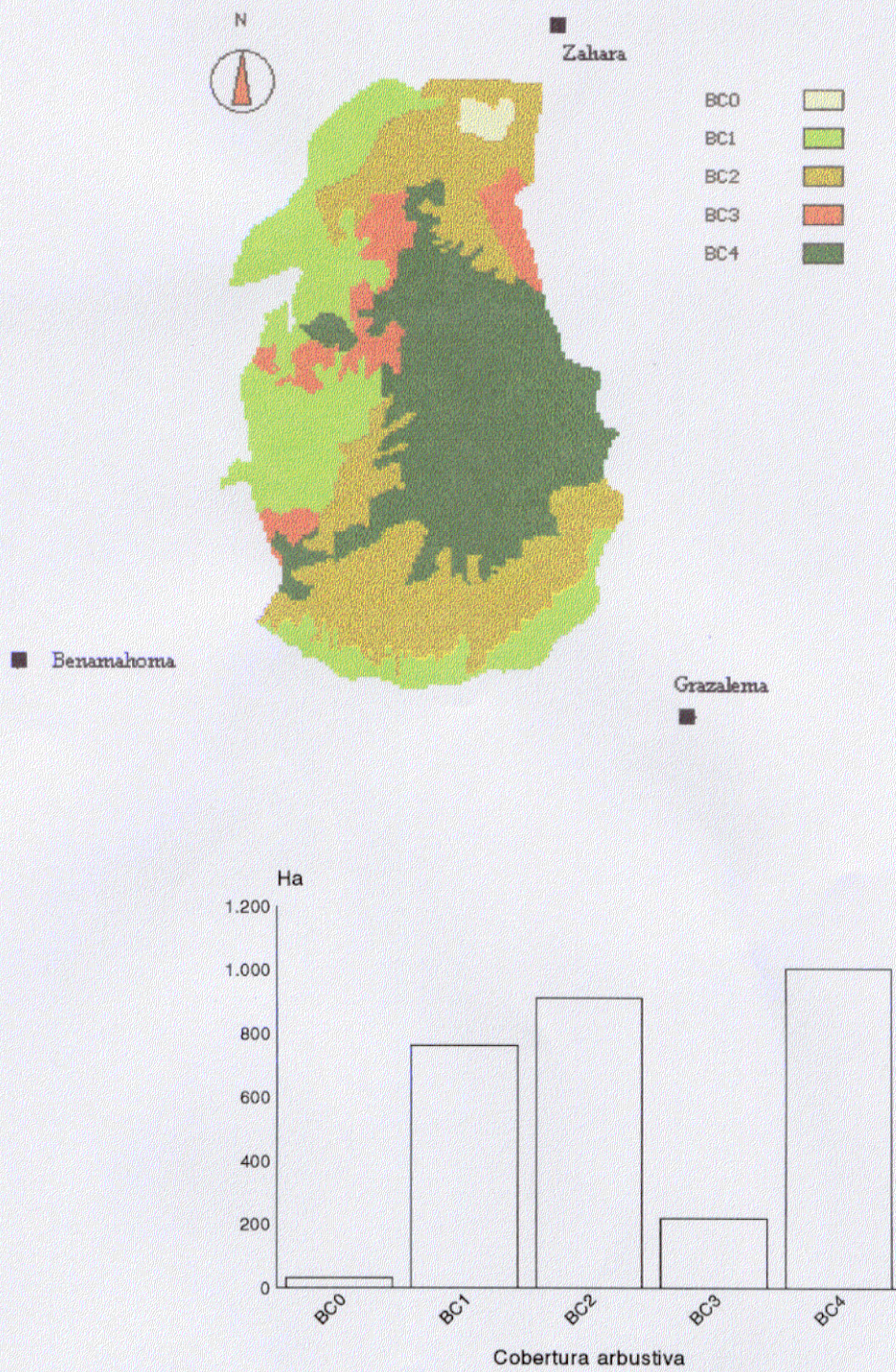
	P1	P2	P3	P4	P5
ES1
ES2
ES3	.	-	-	+	+
ES4	.	-	+	-	-
ES5	-
ES6	.	+	.	-	-

	E	N	O	S
ES1	.	.	.	+
ES2	.	-	+	.
ES3
ES4	.	+	-	-
ES5	+	.	.	.
ES6	.	-	.	+

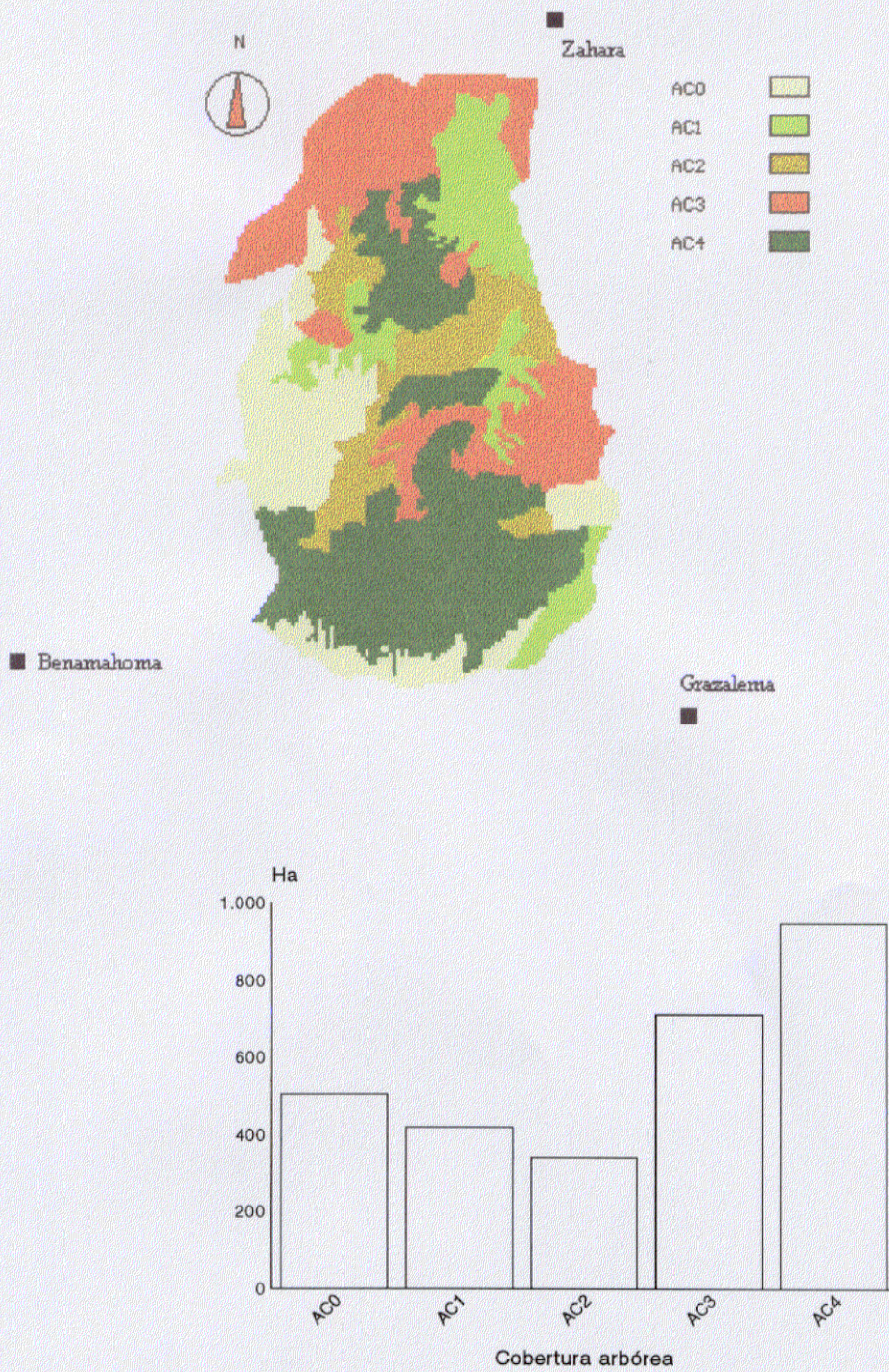
Altitud y estructura:	G=1348,8	gl=36, $p < 0,0001$
Pendiente y estructura:	G= 233,2	gl=24, $p < 0,0001$
Exposición y estructura:	G= 212,9	gl=18, $p < 0,0001$



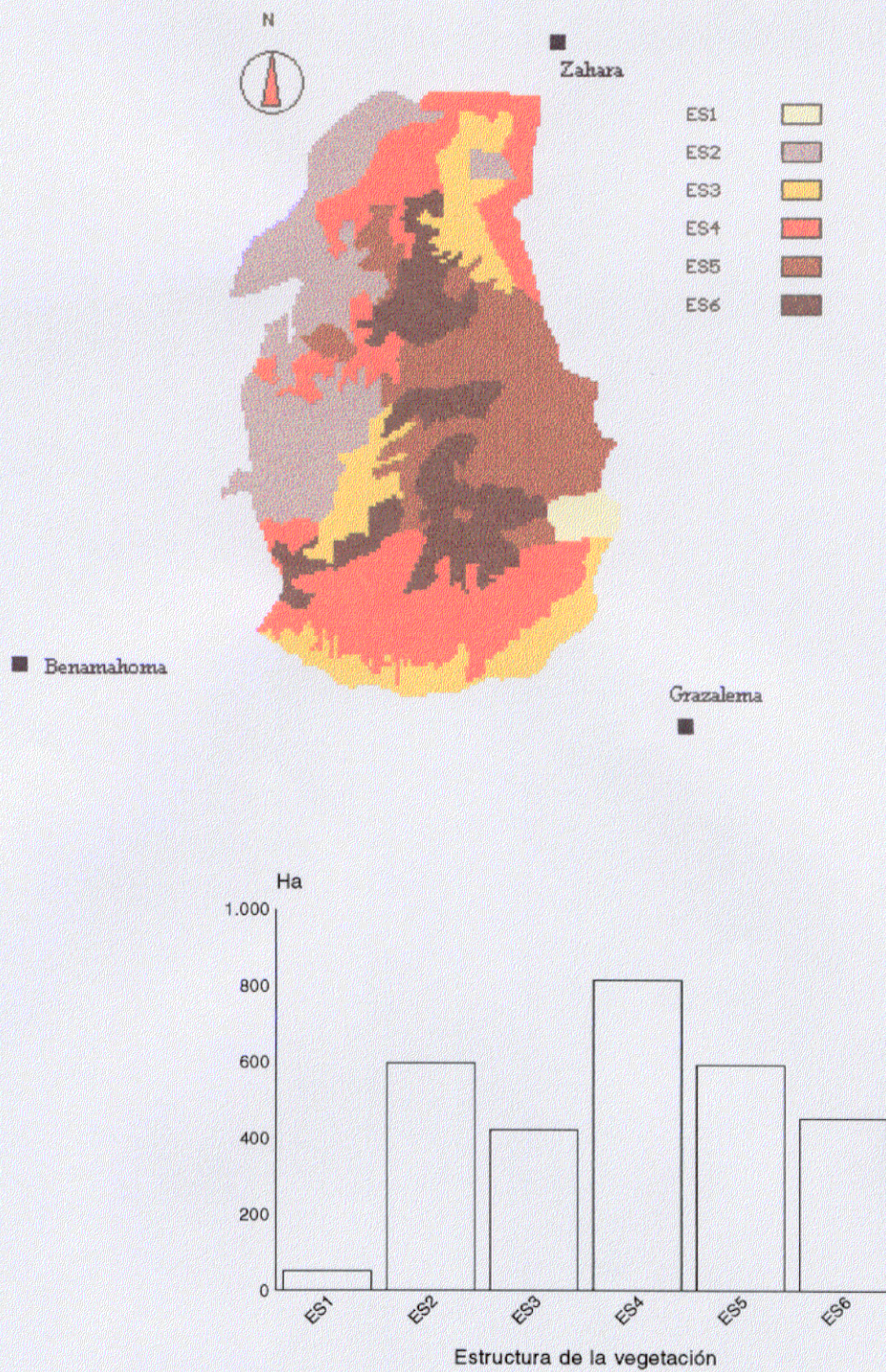
Mapa 5.5.- Cobertura del estrato subarbustivo (vegetación leñosa con altura inferior a un m) en la RPNG, medida como porcentaje. Categorías: SC0 (0%), SC1 (1-10%), SC2 (11-20%), SC3 (21-60%), SC4 (61-100%).



Mapa 5.6.- Cobertura del estrato arbustivo (vegetación leñosa con altura entre 1-3 m) en la RPNG, medida como porcentaje. Categorías: *BC0* (0%), *BC1* (1-10%), *BC2* (11-20%), *BC3* (21-60%), *BC4* (61-100%).



Mapa 5.7.- Cobertura del estrato arbóreo (vegetación leñosa con altura superior a tres m) en la RPNG, medida como porcentaje. Categorías: AC0 (0%), AC1 (1-10%), AC2 (11-20%), AC3 (21-60%), AC4 (61-100%).



Mapa 5.8.- Estructura de la vegetación en la RPNG. Categorías: *ES1*, *ES2*, *ES3*, *ES4*, *ES5* y *ES6* definidas en grado creciente de complejidad (véase texto).

Riqueza florística

De las 125 especies de leñosas determinadas en el PNG (Aparicio y Silvestre 1987), la mitad (62) han aparecido presentes de forma relevante en la RPNG (Tabla 5.6). Todas ellas se han encontrado como constituyentes del estrato subarborescente, 27 han conformado el estrato arbustivo y 16 han alcanzado el porte arbóreo.

Tabla 5.6.- Especies vegetales predominantes en la vegetación leñosa de la RPNG. Se indican las especies que, además de presentes en el estrato subarborescente, han alcanzado el estrato arbustivo (B) y/o arbóreo (A).

Familia	Especie	Nombre local	estrato
ACERACEAE	<i>Acer monspessulanum</i>	Arce	B
ANACARDIACEAE	<i>Pistacia lentiscus</i>	Lentisco	A B
"	<i>Pistacia terebinthus</i>	Cornicabra	A B
APOCYNACEAE	<i>Nerium oleander</i>	Adelfa	B
ARALIACEAE	<i>Hedera helix</i>	Hiedra	
ARECACEAE	<i>Chamaerops humilis</i>	Palmito	
BRASSICACEAE	<i>Ptilotrichum spinosum</i>	Piorno	
CAPRIFOLIACEAE	<i>Lonicera etrusca</i>	Madreselva	
"	<i>Lonicera implexa</i>	Madreselva	
"	<i>Viburnum tinus</i>	Durillo	B
CELSAPINIACEAE	<i>Ceratonia siliqua</i>	Algarrobo	A B
CISTACEAE	<i>Cistus albidus</i>	Ardivieja	
"	<i>Cistus crispus</i>	Jaguarzo prieto	
"	<i>Cistus ladanifer</i>	Jara pringosa	
"	<i>Cistus monspeliensis</i>	Jaguarzo negro	
"	<i>Cistus salvifolius</i>	Ardivieja blanca	
"	<i>Halimium atriplicifolium</i>	Jaguarzo	
CUPRESSACEAE	<i>Juniperus oxycedrus</i>	Enebro	A B
"	<i>Juniperus phoenicea</i>	Sabina	A B
ERICACEAE	<i>Arbutus unedo</i>	Madroño	A B
"	<i>Erica arborea</i>	Brezo	B
"	<i>Erica australis</i>	Bermejuela	
FABACEAE	<i>Callicotome villosa</i>	Herguen	
"	<i>Coronilla valentina</i>	Coronilla	
"	<i>Cytissus baeticus</i>	Escobón negro	
"	<i>Cytissus grandiflorus</i>	Escobón	
"	<i>Erinacea anthyllis</i>	Piorno azul	
"	<i>Retama sphaerocarpa</i>	Retama	A B
"	<i>Stauracanthus boivinii</i>	Aulaga	B
"	<i>Ulex baeticus</i>	Tojo andaluz	
FAGACEAE	<i>Quercus canariensis</i>	Quejigo	A B
"	<i>Quercus coccifera</i>	Coscoja	B
"	<i>Quercus faginea</i>	Quejigo	A B
"	<i>Quercus rotundifolia</i>	Encina	A B
"	<i>Quercus suber</i>	Alcornoque	A B
LAMIACEAE	<i>Lavandula spp.</i>	Alhucema	
"	<i>Phlomis composita</i>	Oreja de burro	
"	<i>Phlomis lychnitis</i>	Matagallo amarillo	
"	<i>Phlomis purpurea</i>	Matagallo	
"	<i>Teucrium fruticans</i>	Olivilla	
"	<i>Thymus spp.</i>	Tomillo, almoradux	
LILIACEAE	<i>Ruscus aculeatus</i>	Rusco	
MYRTACEAE	<i>Myrtus communis</i>	Mirto, arrayán	
OLEACEAE	<i>Jasminum fruticans</i>	Jazmín silvestre	
"	<i>Olea europaea sylvestris</i>	Acebuche	A B
"	<i>Phyllirea angustifolia</i>	Labiérnago	A B
"	<i>Phyllirea latifolia</i>	Agracejo	A B
PINACEAE	<i>Abies pinsapo</i>	Pinsapo	A B
RANUNCULACEAE	<i>Clematis spp.</i>	Clemátide	
RHAMNACEAE	<i>Rhamnus alaternus</i>	Sanguino	B
"	<i>R. lycioides sbsp. oleoides</i>	Espino prieto	B
"	<i>Rhamnus myrtifolius</i>	Espino	
ROSACEAE	<i>Crataegus monogyna</i>	Majuelo	A B
"	<i>Prunus spinosa</i>	Endrino	
"	<i>Prunus mahaleb</i>	Cerezo silvestre	
"	<i>Rosa spp.</i>	Rosal silvestre	B
"	<i>Rubus ulmifolius</i>	Zarza, zarzamora	B
"	<i>Sorbus aria</i>	Serbal	B
RUBIACEAE	<i>Rubia peregrina</i>	Rubia	
SMILACACEAE	<i>Smilax aspera</i>	Zarzaparrilla	
THYMELEACEAE	<i>Daphne gnidium</i>	Torvisco	
"	<i>Daphne laureola latifolia</i>	Adelfilla	

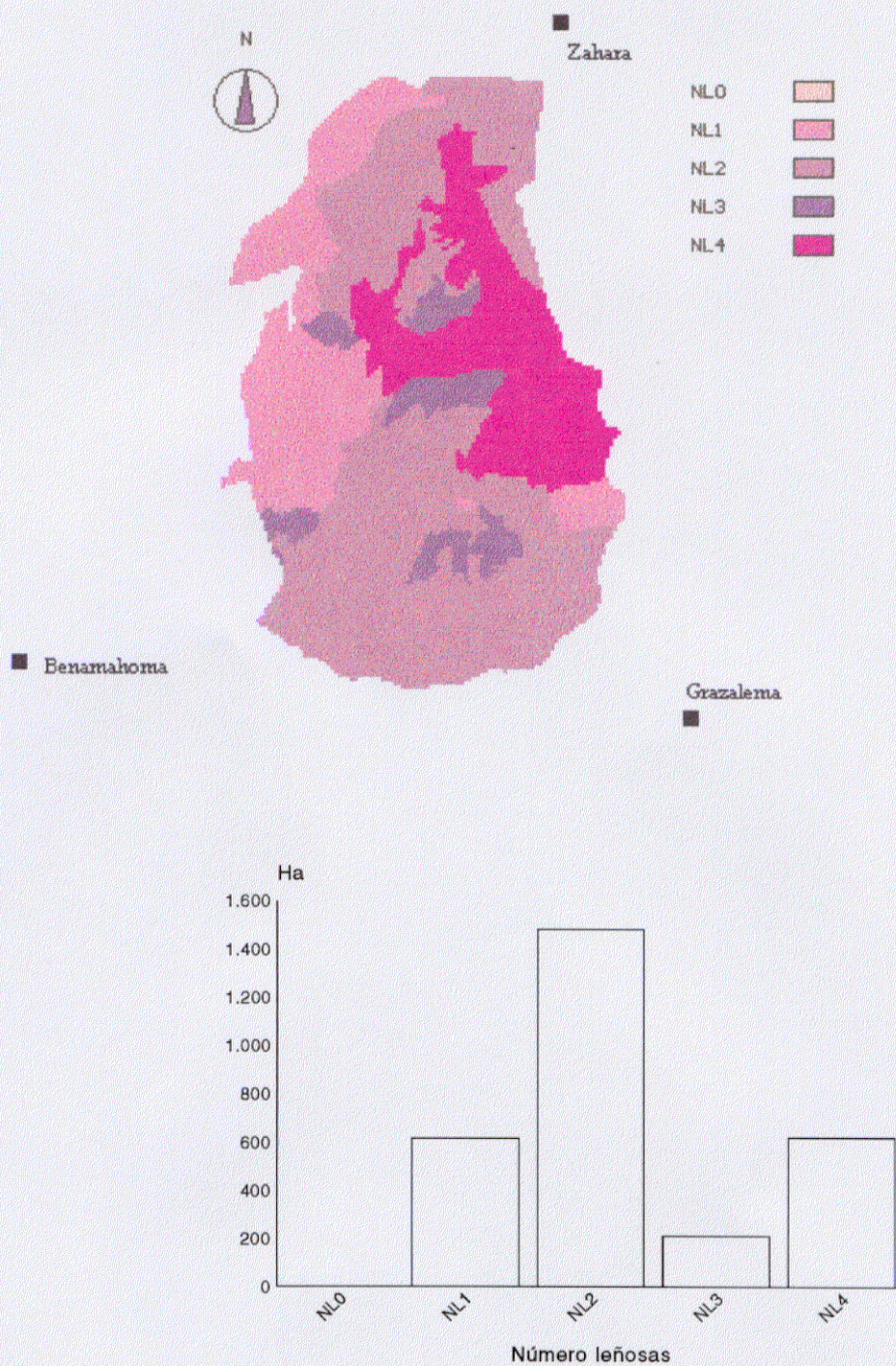
Número de especies (NL)

El número medio de especies de leñosas (NL) ha oscilado entre 8 especies/Ha y 31 especies/Ha (media \pm ET: $16 \pm 0,5$). Los datos originales se han agrupado, en orden creciente, en las siguientes categorías: NL1 (<12 especies/Ha), NL2 (13-18 especies/Ha), NL3 (19-24 especies/Ha) y NL4 (>25 especies/Ha). A tenor de esta división, la mitad de la RPNG (50,8%) ha quedado encuadrada como zona de NL2, correspondiendo porcentajes similares a las categorías extremas (21,0% para NL1 y 20,9% para NL4 muy alta) y adscribiéndose el restante 7,2% a NL3 (Mapa 5.9).

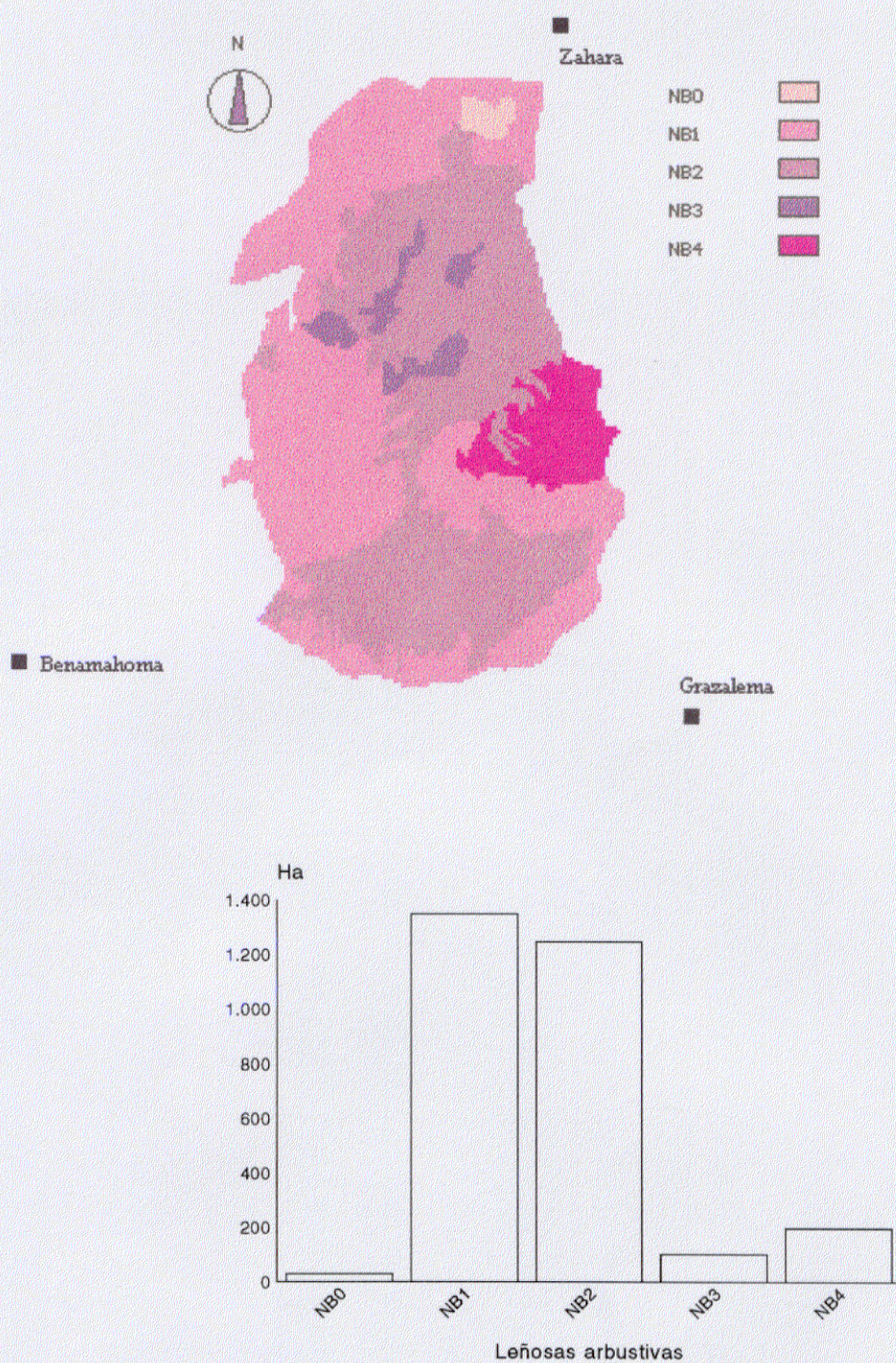
El NL en la vegetación subarborescente se ha situado entre 8 especies/Ha y 28 especies/Ha (media \pm ET: $16 \pm 0,6$ especies/Ha), coincidiendo prácticamente su patrón de distribución (Mapa 5.10) con el obtenido para el conjunto de las leñosas (Mapa 5.9). La falta de estrato arbustivo en el extremo norte contrasta con las 13 especies que forman parte de dicho estrato en su composición más numerosa en la RPNG. En promedio, son $5 \pm 1,1$ especies/Ha las leñosas arbustivas que han aparecido como componentes de la vegetación (Mapa 5.11). El arbolado, ausente de una porción apreciable de la RPNG (17,4%), ha registrado como media $3 \pm 1,2$ especies/Ha en su composición, con valores máximos de 7 especies/Ha (Mapa 5.12).

El NL está relacionado significativamente con la altitud, pendiente y exposición (Tabla 5.7). La relación entre altura y NL es inversa; los valores de NL bajos se asocian con alturas entre 900-1300 m, los NL medios con alturas superiores a los 1100 m, los NL altos con la banda de 700-900 m y los NL más altos con alturas entre los 500 y los 900 m. La influencia de la pendiente se manifiesta sólo para valores de NL altos (relacionados con pendientes P2) y NL muy altos (con pendientes P5). Respecto a la exposición, cada categoría de NL muestra una adscripción diferente (NL bajos con el oeste, NL medios con el norte, NL altos con el sur y NL muy altos con el este).

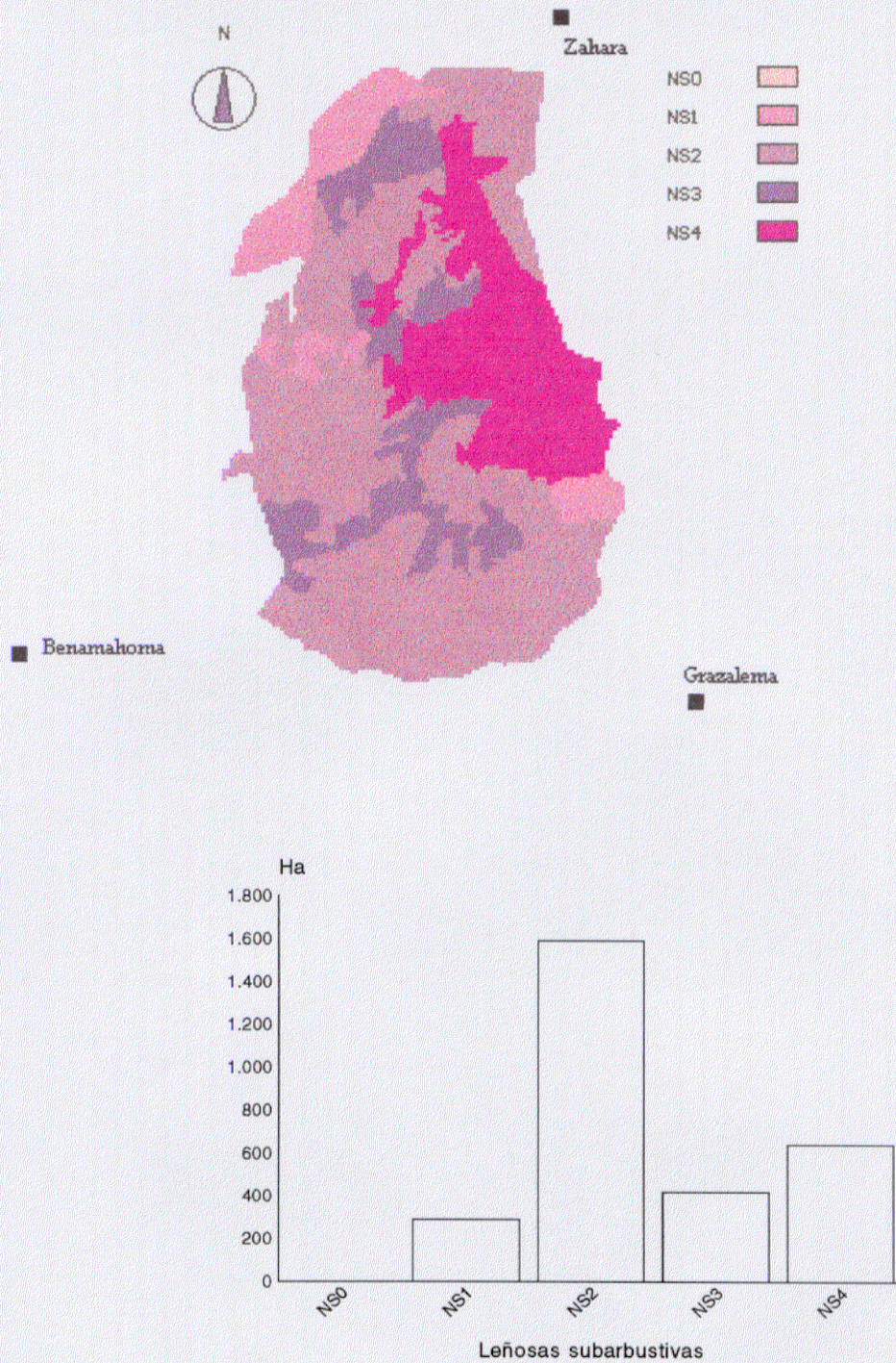
El estudio de la relación entre NL y estructura de la vegetación apunta la existencia de un gradiente directo: el incremento en el NL va asociado con una mayor complejidad estructural (Tabla 5.8).



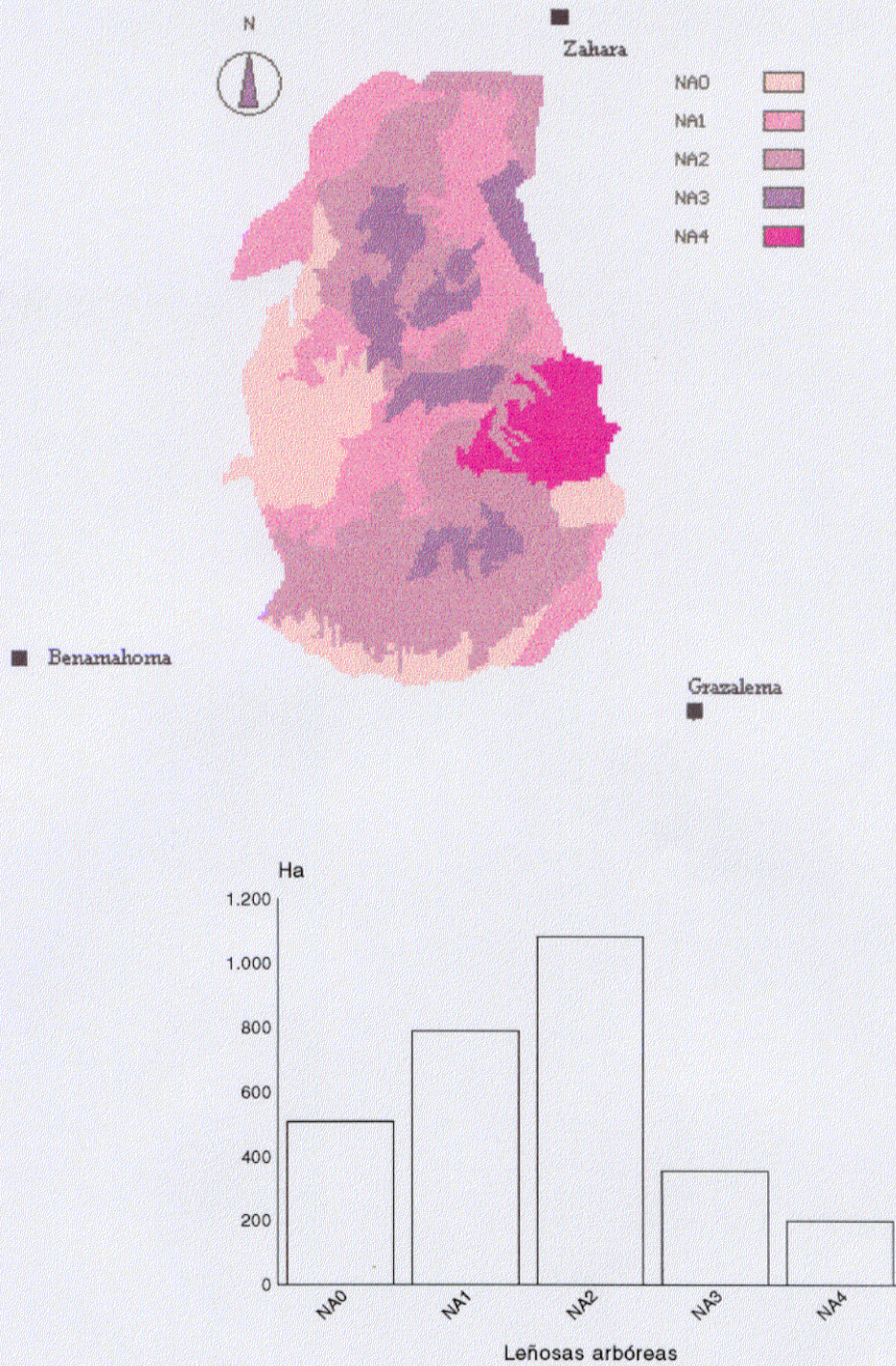
Mapa 5.9.- Número de especies de leñosas por Ha en la RPNG. Categorías: *NL1* (<12 spp/Ha, mínimo 8 spp.), *NL2* (13-18), *NL3* (19-24) y *NL4* (> 25, máximo 31 spp.).



Mapa 5.11.- Número de leñosas por Ha en la vegetación arbustiva de la RPNG. Categorías: NB0 (ausencia), NB1 (1-4 spp.), NB2 (5-8 spp.), NB3 (9-12 spp.) y NB4 (>13 spp.).



Mapa 5.10.- Número de leñosas por Ha en la vegetación subarbustiva de la RPNG. Categorías: NS0 (0-5 spp.), NS1 (6-10 spp.), NS2 (11-15 spp.), NS3 (16-20 spp.) y NS4 (>21 spp.).



Mapa 5.12.- Número de leñosas por Ha en la vegetación arbórea de la RPNG. Categorías: NA0 (ausencia), NA1 (1-2 spp.), NA2 (3-4 spp.), NA3 (5-6 spp.) y NA4 (7-8 spp.).

Tabla 5.7.- Relaciones entre el número de especies de leñosas (NL) y los factores topográficos. Los signos (+) y (-) indican, para la celdilla correspondiente, desviaciones estadísticamente significativas ($p < 0,05$) de las frecuencias observadas con respecto a los valores esperados. El símbolo (.) indica la falta de significación estadística. Altitud: H1: <500 m.; H2: 501-700 m; H3: 701-900 m; H4: 901-1100 m; H5: 1101-1300 m; H6: 1301-1500 m; H7: >1501 m. Pendiente: P1: <5%; P2: 5-20%; P3: 21-60%; P4: 61-100%; P5: >100%. Exposición: E: este; N: norte; O: oeste; S: sur. Número de especies de leñosas: NL1: <12 especies/Ha; NL2: 13-18 especies/Ha; NL3: 19-24 especies/Ha; NL4: >25 especies/Ha.

	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7
NL1	.	.	-	+	+	.	-
NL2	.	.	-	.	+	+	+
NL3	-	-	+	.	-	-	.
NL4	.	+	+	-	-	-	-

	P1	P2	P3	P4	P5
NL1
NL2
NL3	.	+	.	-	.
NL4	+

	E	N	O	S
NL1	-	.	+	.
NL2	.	+	-	-
NL3	.	-	.	+
NL4	+	-	.	-

Altitud y número de especies de leñosas: $G=522,4$ $gl=18$, $p < 0,0001$
 Pendiente y número de especies de leñosas: $G= 53,8$ $gl=12$, $p < 0,0001$
 Exposición y número de especies de leñosas: $G=148,6$ $gl= 9$, $p < 0,0001$

Tabla 5.8.- Relaciones entre la estructura de la vegetación y el número de leñosas en la RPNG. Los signos (+) y (-) indican, para la celdilla correspondiente, desviaciones estadísticamente significativas ($p < 0,05$) de las frecuencias observadas con respecto a los valores esperados. El símbolo (.) indica la falta de significación estadística. Número de especies de leñosas: NL1: <12 especies/Ha; NL2: 13-18 especies/Ha; NL3: 19-24 especies/Ha; NL4: >25 especies/Ha. ES1 a ES6: tipos estructurales de vegetación (véase métodos).

	ES1	ES2	ES3	ES4	ES5	ES6
NL1	+	+	-	-	-	-
NL2	-	-	+	+	-	.
NL3	-	-	-	-	-	+
NL4	-	-	.	-	+	-

Estructura y número de especies de leñosas: $G=3577,5$ $gl=15$, $p < 0,0001$

Distribución de las especies vegetales

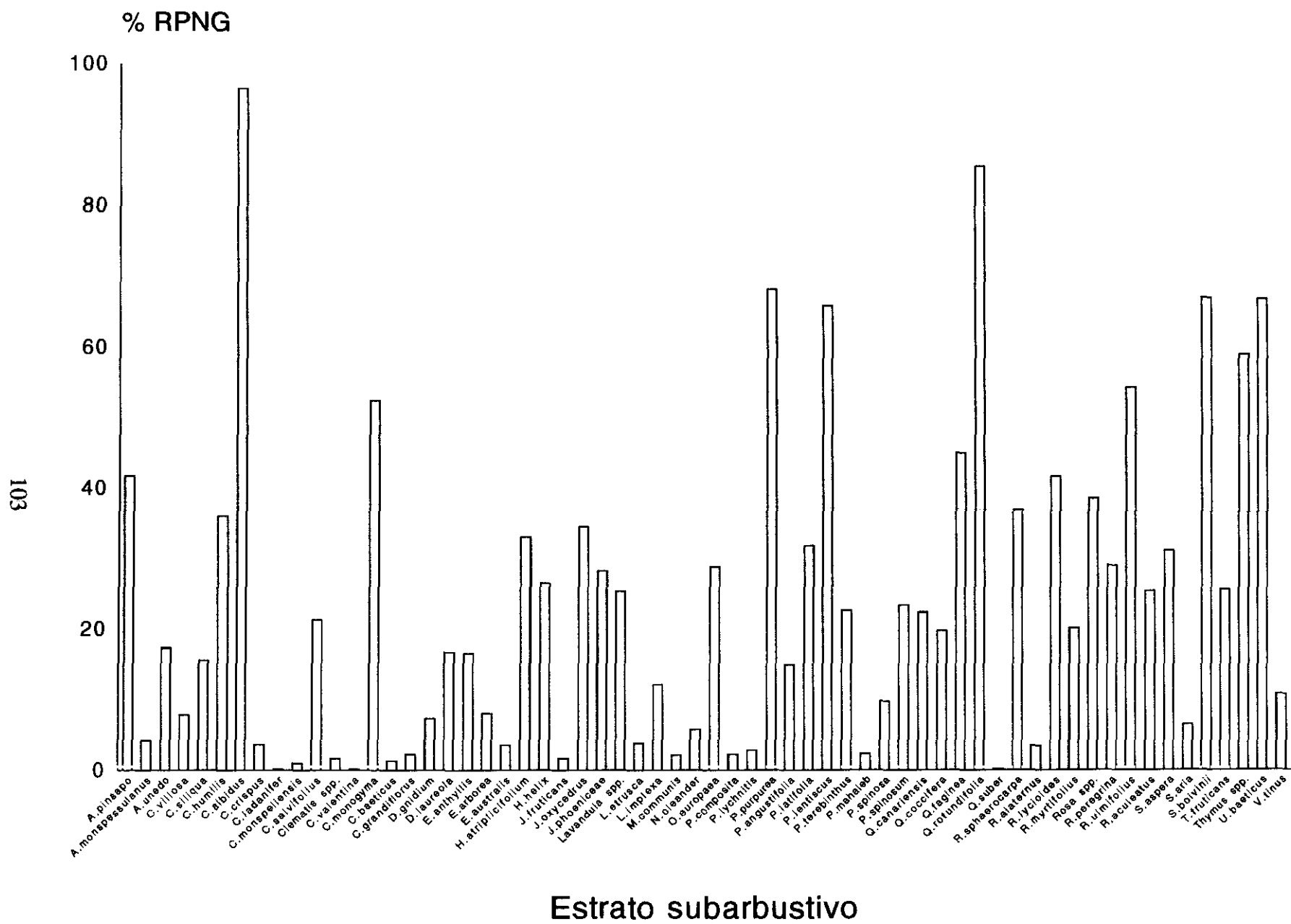
Se ha dado la circunstancia de que, en todos los casos en que una leñosa concreta había sido identificada como componente del estrato arbustivo y/o arbóreo, ya se había observado su presencia en el estrato subarbustivo. Por esta razón, a efectos de la distribución de las especies, los resultados para el estrato subarbustivo son asimilables como resultados generales de las especies vegetales en la RPNG.

De las 62 leñosas que caracterizan el componente subarbustivo, la tercera parte (21) presentan un área de distribución inferior al 10% de la superficie (Figura 5.1). Entre las especies que poseen áreas de distribución mayores destacan la ardivieja (presente en el 96,5% de la superficie), la encina (85,4%), el torvisco (73,0%), el matagallos (68,1%), la aulaga (66,8%), el tojo andaluz (66,6%) y el lentisco (65,8%).

En cuanto a la vegetación arbustiva, la especie más extendida ha sido la encina (79,1%), a considerable distancia de otras leñosas importantes como el lentisco (42,8%), el quejigo (39,0%), el majuelo (37,7%), la sabina (34,3%) y el acebuche (32,9%). De nuevo, algo más de un tercio de las leñosas detectadas en este estrato (10 de 26) han presentado áreas de distribución inferiores al 10% de la superficie (Figura 5.2).

Entre el arbolado, se ha mantenido el predominio de la encina (74,9%), seguido del quejigo (55,6%), el algarrobo (32,3%) y el pinsapo (28,0%). Once de las dieciséis especies registradas han aparecido en más del 10% de la superficie de la RPNG (Figura 5.2). Hay que constatar la presencia casi residual de un alcornocal (abarcando únicamente cuatro hectáreas) en el centro de la RPNG.

Figura 5.1.- Distribución en la superficie de la RPNG de las especies vegetales con consistencia leñosa. Datos en porcentaje, para el estrato subarbustivo.



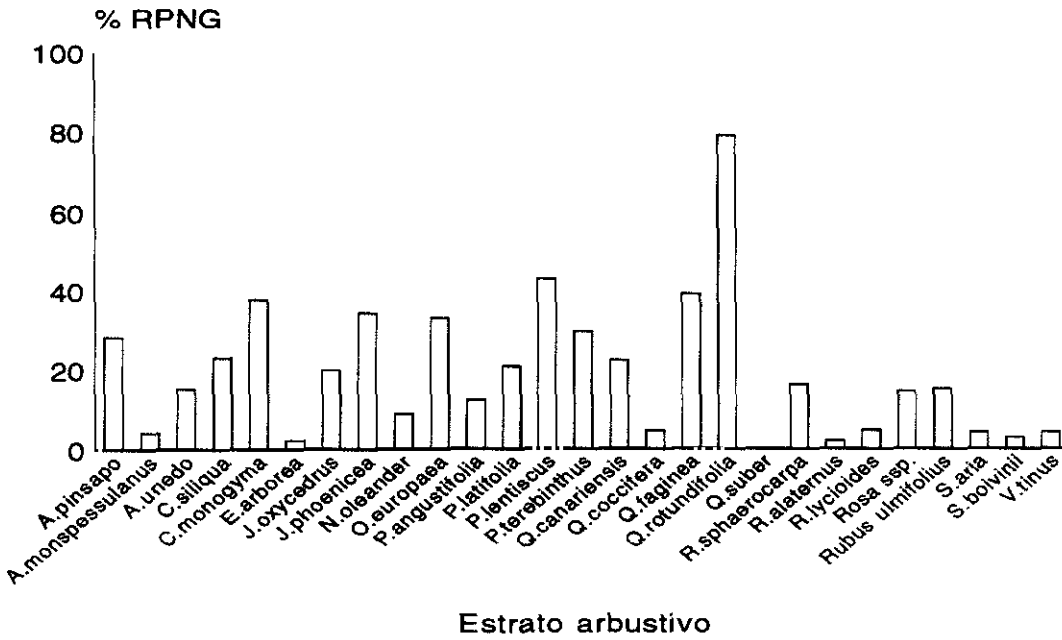
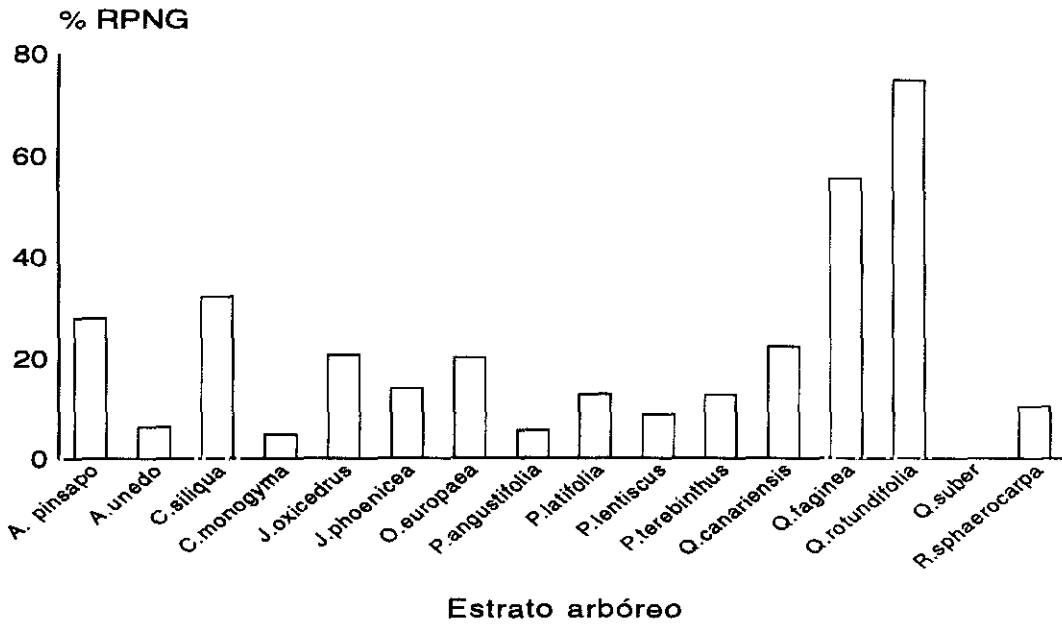


Figura 5.2.- Distribución en la superficie de la RPNG de las especies vegetales con consistencia leñosa. Datos en porcentaje, para los estratos arbustivo y arbóreo.

Densidad relativa de leñosas

La densidad relativa de leñosas se ha situado en $90,1 \pm 13,9$ ejemplares/Ha para el estrato arbóreo; 1194 ± 228 ej/Ha para el estrato arbustivo; y 5405 ± 443 ej/Ha para el estrato subarbustivo. En todos los casos, su distribución en el ámbito de la RPNG ha resultado muy desigual (estrato subarbustivo: Mapa 5.13; estrato arbustivo: Mapa 5.14; estrato arbóreo: Mapa 5.15).

Las especies que han alcanzado las densidades medias más elevadas han sido el durillo (435 ± 87 ej/Ha), el madroño (424 ± 84 ej/Ha) y el agracejo (407 ± 105 ej/Ha) para el estrato subarbustivo (Figura 5.3); el lentisco (385 ± 268 ej/Ha), el madroño (366 ± 235 ej/Ha) y el labiérnago (356 ± 160 ej/Ha) para el estrato arbustivo (Figura 5.4); y el pinsapo ($87,2 \pm 61,5$ ej/Ha), la encina ($34,5 \pm 23,9$ ej/Ha) y la sabina ($24 \pm 17,8$ ej/Ha) para el estrato arbóreo (Figura 5.4).

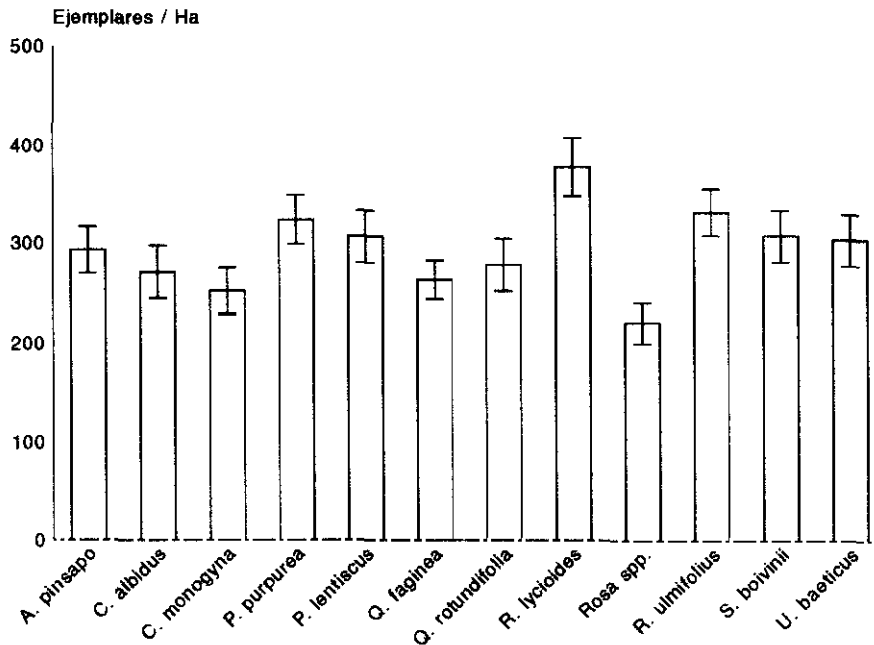


Figura 5.3.- Densidad para las principales especies (aquellas cuya área de distribución es superior al 10%) de leñosas en la RPNG. Datos en ejemplares/Ha, para el estrato subarbustivo.

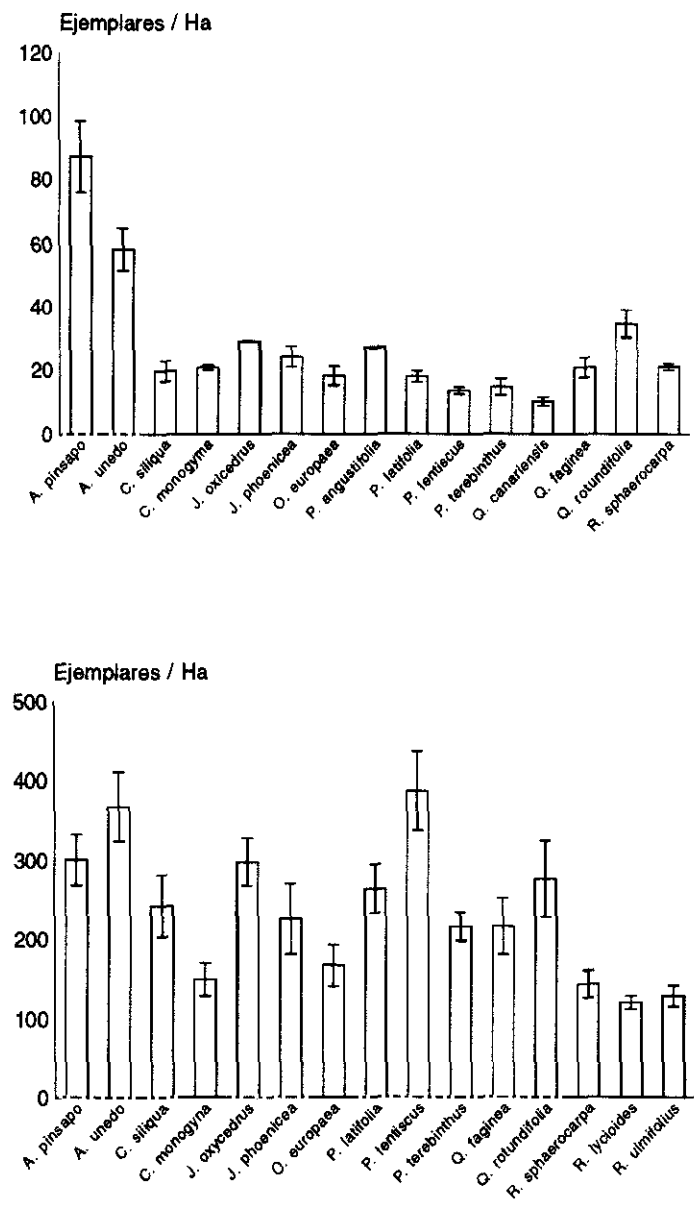
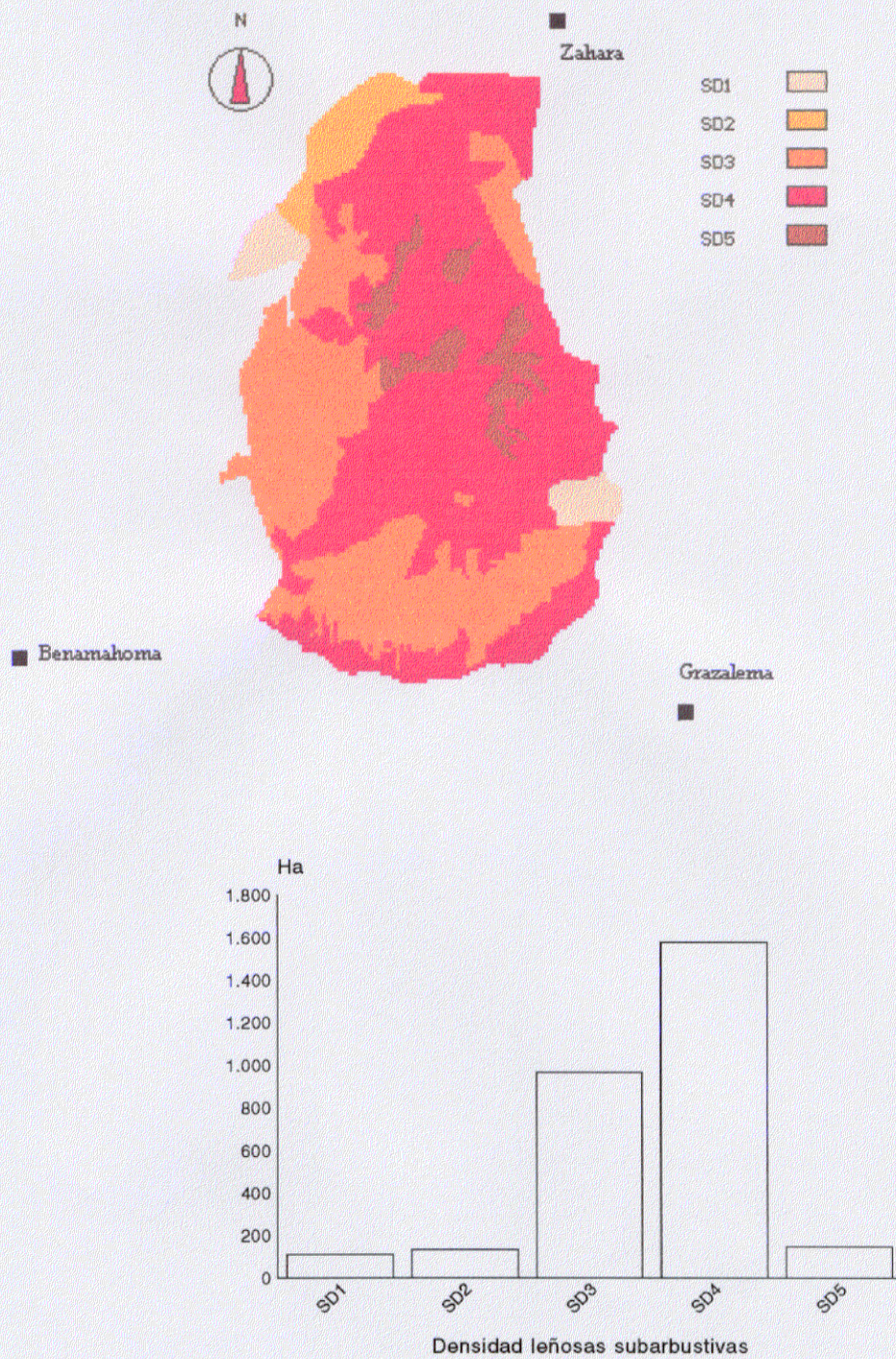
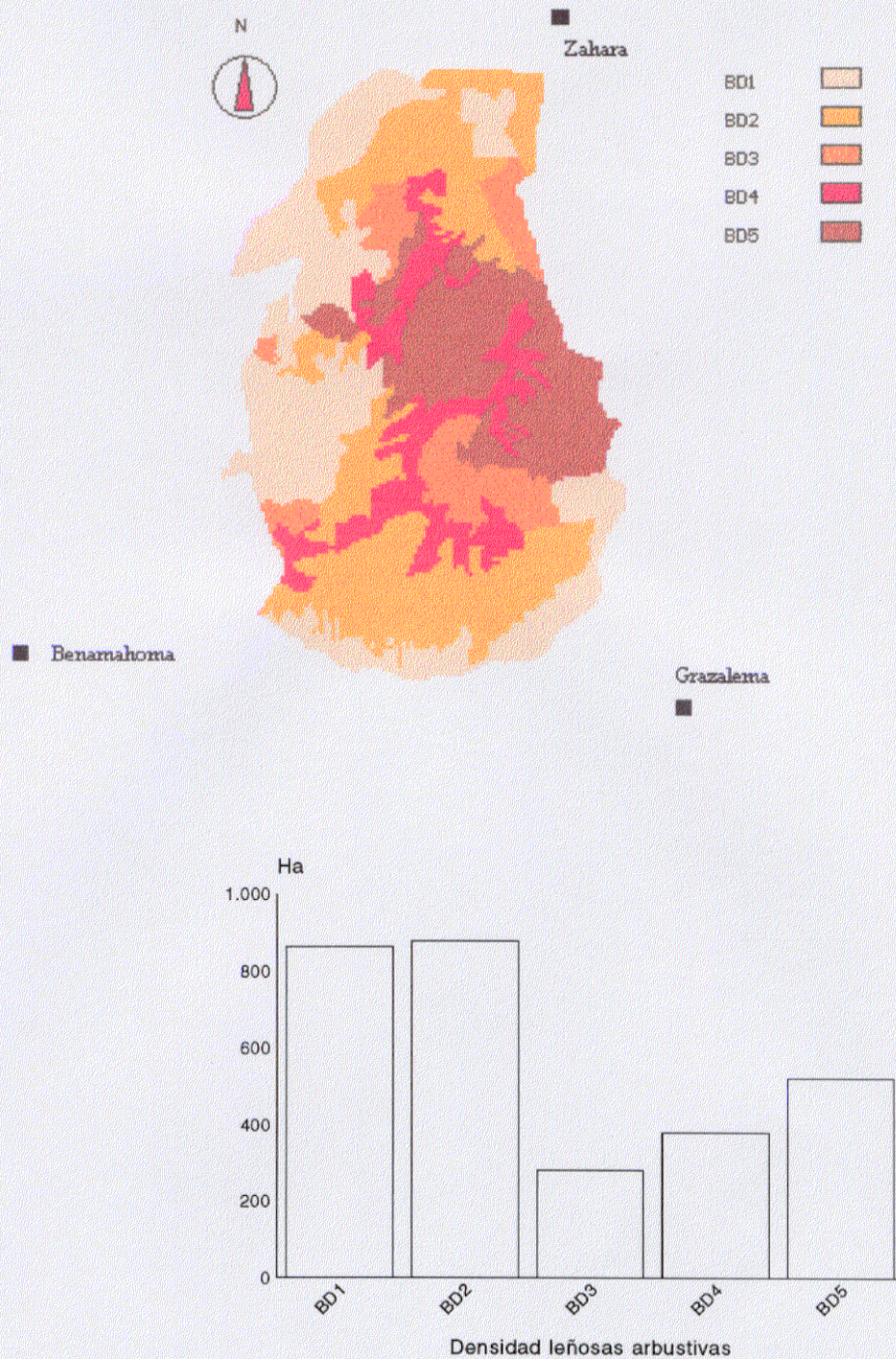


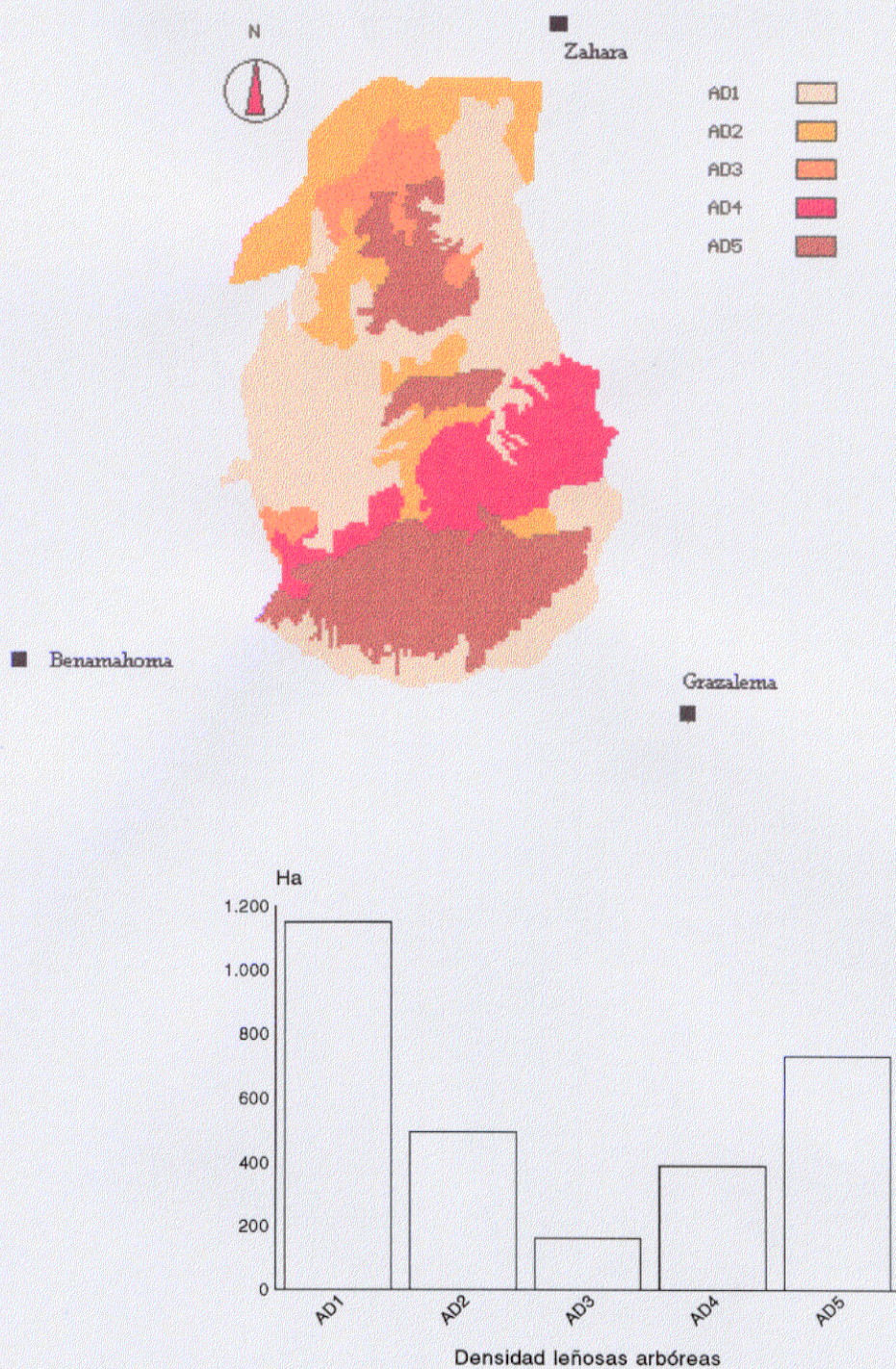
Figura 5.4.- Densidad para las principales especies (aquellas cuya área de distribución es superior al 10%) de leñosas en la RPNG. Datos en ejemplares/Ha, para los estratos arbóreo (superior) y arbustivo (inferior).



Mapa 5.13.- Abundancia relativa de leñosas subarbustivas en la RPNG, medida como pies/Ha. Categorías: SD1 (<900 spp/Ha), SD2 (900-2100), SD3 (2100-4500), SD4 (4500-9300) y SD5 (>9300).



Mapa 5.14.- Abundancia relativa de leñosas arbustivas en la RPNG, medida como pies/Ha. Categorías: *BD1* (<200 pies/Ha), *BD2* (201-600), *BD3* (601-1400), *BD4* (1401-2800) y *BD5* (>2800).



Mapa 5.15.- Abundancia relativa de leñosas arbóreas en la RPNG, medida como pies/Ha. Categorías: AD1 (<25 pies/Ha), AD2 (25-75), AD3 (75-125), AD4 (125-175) y AD5 (>175).

Dominancia de taxones vegetales

En los estratos arbóreo y arbustivo de la vegetación leñosa ha predominado la dominancia de un solo taxón (81% y 74% respectivamente) frente a situaciones de dominancia compartida entre dos especies (14,2% y 6,8%) y sin una dominancia clara (4,9% y 15,3%).

La encina ha sido la especie que con mayor frecuencia ha aparecido como dominante en ambos estratos (arbóreo: 40,2%; arbustivo: 23,0%), seguida por el pinsapo en el estrato arbóreo (20,5%) y la sabina en el estrato arbustivo (20,6%). En todas las situaciones de dominancia compartida en ambos estratos, una de las dos especies ha sido igualmente la encina (Tabla 5.9).

Tabla 5.9.- Especies dominantes en los estratos arbóreo y arbustivo y porcentaje de superficie de la RPNG sobre la cual han aparecido como dominantes.

Especies	Arbóreo (%)	Arbustivo (%)
Encina	40,2	23,0
Pinsapo	20,5	
Quejigo	8,5	
Madroño	4,7	3,9
Algarrobo	4,0	
Acebuche	2,8	
Alcornoque	0,1	0,1
Encina-Algarrobo	9,7	
Encina-Acebuche	4,5	
Sin dominancia	4,9	15,3
Sabina		20,6
Zarza		14,7
Lentisco		8,1
Majuelo		2,9
Encina-Lentisco		6,8
Encina-Quejigo		3,2

Comunidades de vegetación

En función de los resultados obtenidos, se han definido ocho comunidades de vegetación: matorral espinoso xeroacántico, pinsapar, encinar-quejigal, encinar termomediterráneo, alcornocal, sabinar, matorral esclerófilo y matorral de degradación. El contacto a lo largo de grandes extensiones entre comunidades de vegetación ha dado lugar a la definición de cinco comunidades mixtas o de transición. Por último, en tres casos en los cuales se ha constatado que la comunidad original aparecía muy alterada, se han definido otras tantas comunidades de degradación.

XE: Matorral espinoso xeroacántico. Se distribuye de forma continua en las cumbres de la Sierra del Pinar, abarcando una superficie de 123 Ha. Es un matorral arbustivo muy disperso, con pies de arces (*Acer monspessulanum*) y serbales (*Sorbus aria*) de escaso desarrollo y una vegetación subarbustiva más consistente, donde destacan las matas de herguen (*Callicotome villosa*) y piorno azul (*Erinacea anthyllis*). Aparicio y Silvestre (1987) encuadran los bosquetes de serbales en la asociación *Daphno latifoliae-Aceretum granatensis* Rivas Mtez 1964, y el matorral xeroacántico, en la Alianza *Xeroacantho-Erinaceion* Quezel 1951 em. nom. O. Bolós 1967.

PS: Pinsapar. Queda circunscrito a la vertiente norte de la Sierra del Pinar. Este bosque de pinsapos (*Abies pinsapo*) se extiende como una masa forestal compacta sobre 427 Ha. Su sotobosque está poco desarrollado, sobre todo en el estrato arbustivo. Las especies acompañantes más características, de porte subarbustivo, son la adelfilla (*Daphne laureola* sbsp. *latifolia*), la rubia (*Rubia peregrina*) y, entre las herbáceas, el heléboro (*Helleborus foetidus*), si bien la que aparece como dominante en el matorral arbustivo es la zarza (*Rubus ulmifolius*). El pinsapar de la Sierra del Pinar constituye la subasociación *daphnetosum latifoliae* de la asociación *Paeonio-Abietetum pinsapi* Asensi y Rivas Mtez. 1976 (Aparicio y Silvestre 1987).

EQ: Bosque de encinas y quejigos. Ambas quercíneas (*Quercus rotundifolia* y *Q. faginea*) suelen presentarse en codominancia, con predominio de quejigos en vaguadas y umbrías. Este bosque, que ocupa en total 523 Ha, es el que alcanza el desarrollo más complejo en la RPNG, presentando en los tres estratos niveles altos de cobertura (>60%) en casi todo su área de distribución. El sotobosque

está dominado por majuelos (*Crataegus monogyna*), rosales silvestres (*Rosa spp.*), zarzales, agracejos (*Phyllirea latifolia*) y torviscos (*Daphne gnidium*). El bosque de encinas y quejigos descrito se corresponde con la subasociación *Quercetosum faginae*, uno de los tipos de encinares mesomediterráneos de la asociación *Paeonio coriaceae-Quercetum rotundifoliae* Rivas Mtez. 1964 (Aparicio y Silvestre 1987).

ET: Encinar termomediterráneo. Ocupa 368 Ha en la porción más septentrional del área de estudio. La encina es la especie dominante por excelencia de este bosque, tanto en el estrato arbóreo como entre la vegetación arbustiva. Los acompañantes arbóreos más habituales son algarrobos (*Ceratonia siliqua*) y acebuches (*Olea europaea* var. *sylvestris*). La vegetación arbustiva se enriquece además con la presencia, entre otros, de lentiscos (*Pistacia lentiscus*), cornicabras (*Pistacia terebinthus*), espinos prietos (*Rhamnus lycioides* sbsp. *oleoides*) y palmitos (*Chamaerops humilis*). Los encinares termomediterráneos de la RPNG se incluyen, siguiendo a Aparicio y Silvestre (1987), en la asociación *Smilaci mauritanicae-Quercetum rotundifoliae* Barbero et al. 1981.

AL: Alcornocal. Se ha constatado la presencia de un alcornocal sobre apenas cuatro Ha. El alcornoque (*Quercus suber*) es el único árbol dominante, aunque su situación (enclavado entre un bosque de encinas y quejigos) hace que estas quercineas se entremezclen en las zonas limítrofes. El matorral arbustivo propio, compuesto fundamentalmente por ericáceas (*Erica arborea* y *E. australis*) y jaras pringosas (*Cistus ladanifer*), está bastante reducido y confinado en el interior del alcornocal, como consecuencia de la proliferación del sotobosque del encinar-quejigal. La asociación propia de este tipo de alcornocales es la *Teucrio baetici-Quercetum suberis* Rivas Mtez. 1981.

SA: Sabinar. Matorral caracterizado por el dominio de sabinas (*Juniperus phoenicea*) y enebros (*Juniperus oxycedrus*), con jaguarzos (*Cistus spp.*) y espinosas (*Rhamnus spp.*). Abarca 76 Ha. Aparece en manchas, asociada generalmente a vertientes. La vegetación arbórea, no muy abundante, suele corresponder a encinas y pinsapos. Aparicio y Silvestre (1987) han sugerido la posibilidad de que los sabinares actuales sean etapas de degradación o de sustitución de antiguos pinsapares muy alterados por causas antropozoógenas y/o climáticas, y dejan a expensas de futuros estudios fitosociológicos detallados su encuadre sintaxonómico.

ME: Matorral esclerófilo. Matorral termomediterráneo alto y denso, con predominio de arbustos de madroño (*Arbutus unedo*), algarrobo y acebuche que pueden alcanzar porte arbóreo, y coscojas (*Quercus coccifera*), lentiscos, sabinas y enebros. Ocupa 119 Ha.

DG: Matorral de degradación: jarales y tomillares con aulagares. Se caracteriza por la ausencia de vegetación arbórea y la escasez del manto arbustivo. Abundan las jaras (*Cistus spp.*), la retama (*Retama sphaerocarpa*), el matagallo (*Phlomis purpurea*) y los aulagares (*Stauracanthus boivinii*). Son frecuentes las inclusiones de pastizales. Su presencia queda limitada a 51 Ha en el extremo oriental de la RPNG.

XE-EQ: Comunidad de transición entre el encinar-quejigal y el matorral espinoso xeroacántico. Esta zona de contacto, que ocupa 65 Ha, se caracteriza por la presencia muy esporádica de encinas y quejigos de porte arbustivo, aunque escaso desarrollo, y un manto subarbustivo consistente, donde alternan elementos del matorral xeroacántico, como piornos (*Erinacea anthyllis*) y herguen (*Callicotome villosa*), con majuelos, zarzas, torviscos y otros elementos propios del EQ.

PS-EQ: Comunidad de transición entre el encinar-quejigal y el pinsapar. Extendida sobre 67 Ha en la zona de transición entre el bosque mixto de encinas y quejigos (EQ) y el pinsapar (PS). Con dominio absoluto en la vegetación arbustiva y subarbustiva de los componentes típicos del bosque de quercíneas (sobre todo majuelos y rosales silvestres), presenta pinsapos como árboles dominantes y encinas y quejigos como codominantes. Esta comunidad mixta aparece preferentemente al abrigo de barrancos, en zonas de umbrías.

EQ-ET: Comunidad de transición entre el encinar-quejigal y el encinar termomediterráneo. Dos factores han definido a esta comunidad de transición: el incremento en el dominio de la encina en detrimento de los quejigos, que pasan a ser meros acompañantes, y la presencia de elementos característicos de los ET (algarrobos y palmitos) en las áreas expuestas junto con el mantenimiento de arbustos trepadores (madreselvas, *Lonicera spp.*; hiedras, *Hedera helix*) y herbáceas erectas (ruscos, *Ruscus aculeatus*; y peonías *Paeonia ssp.*) típicos del EQ en las umbrías. Ocupa 127 Ha.

ET-SA: Comunidad de transición entre el encinar termomediterráneo y el sabinar.

Esta comunidad de contacto aún, de forma casi completa, los elementos del sabinar y del encinar. Como aporte del ET, presenta un estrato arbóreo desarrollado, dominado por encinas y con algarrobos, sabinas y pinsapos como acompañantes. El sotobosque está compuesto a partes iguales por elementos del sabinar (sabinas, enebros, jaguarzos y espinos) y del encinar (acebuches, algarrobos, lentiscos y labiérnagos). Su extensión alcanza las 161 Ha.

ME-SA: Comunidad de transición entre el matorral esclerófilo y el sabinar. Se

caracteriza por la abundancia de leñosas, sin un predominio claro de unas especies sobre las restantes. Los árboles (encinas, algarrobos y sabinas), a diferencia de la comunidad anterior, son muy escasos. La vegetación arbustiva incluye sabinas, enebros, pinsapos, algarrobos, lentiscos, cornicabras, coscojas, durillos (*Viburnum tinus*) y espinos (*Rhamnus spp.*). En el estrato subarborescente se añaden a los anteriores madroños, escobones (*Cytissus spp.*), agracejos, zarzas, madreselvas, hiedras, jaguarzos y jaras. Ocupa 37 Ha.

ET-DG: Encinar termomediterráneo degradado. Extendido sobre 190 Ha, mantiene una cobertura media (entre el 20%-60%) de encinas con porte arbóreo, pero el sotobosque típico del ET ha desaparecido y ha sido sustituido por jaras, matagallos y retamas.

ME-DG: Matorral esclerófilo degradado. Carece de estrato arbóreo, mantiene algarrobos, acebuches y lentiscos dispersos, algunos con porte arbustivo, y presenta de forma abundante retamas arbustivas y matagallos, jaras y aulagas subarborescentes. Su extensión en la RPNG son 161 has.

SA-DG: Sabinar degradado. El componente arbóreo ha desaparecido completamente. El estrato arbustivo ha quedado reducido a sabinas y retamas dispersas y en el estrato subarborescente predominan jaras (*Cistus spp.*) y matagallos (*Phlomis spp.*) en detrimento de enebros y jaguarzos. Estos últimos suelen mantenerse, junto a sabinas y encinas, en oquedades y vaguadas. Con 432 Ha, supone la segunda comunidad en extensión.

El bosque de encinas y quejigos es la comunidad vegetal con mayor representación en la RPNG (17,9%), seguida por el sabinar degradado (14,8%), el pinsapar (14,6%) y el encinar termomediterráneo (12,6%). En conjunto, las comunidades forestales (PS, EQ, ET, AL y transiciones entre ellas: PS-EQ y EQ-ET) ocupan 1516 Ha (52% de la superficie total); las comunidades de matorral (XE, SA, ME y transiciones XE-EQ, ET-SA y ME-SA) abarcan 581 Ha (20%); por último, las comunidades más degradadas (DG, ET-DG, ME-DG y SA-DG) aparecen sobre 833 Ha (28%). La distribución de las comunidades de vegetación en el interior de la RPNG se recoge en el Mapa 5.16.

La distribución de las comunidades de vegetación en relación con los factores topográficos (altitud, pendiente y exposición) pone al descubierto relaciones significativas en su relación (Tabla 5.10). Todas las comunidades presentan una asociación significativa con niveles altitudinales determinados: el matorral xeroacántico con alturas superiores a 1100 m; el matorral esclerófilo entre los 1100-1300 m; el pinsapar para el intervalo 900-1300 m; el bosque de encinas y quejigos y el sabinar, entre 700 y 1100 m; las comunidades de transición el rango de los 700-900 m; las comunidades de degradación, entre 500-700 m, y el encinar termomediterráneo por debajo de los 700 m.

El matorral xeroacántico es la comunidad vegetal que de forma más estrecha aparece vinculada a la pendiente, en concreto con los valores superiores al 60%. También hay una relación positiva entre el encinar termomediterráneo y las pendientes máximas (>100%), y para el sabinar y las comunidades de transición con las pendientes del 5-20%.

En lo referente a la exposición, el matorral xeroacántico, el pinsapar y el sabinar están asociados a las vertientes al norte, el encinar termomediterráneo con las exposiciones al oeste; el bosque de encinas y quejigos al oeste y sur; las comunidades de transición con el sur y las degradadas MxDG por el sur y el este.

Las mayor complejidad estructural ha correspondido al bosque de encinas y quejigos (EQ), el matorral esclerófilo (ME) y las comunidades de transición (Mx) (Tabla 5.11). Las restantes se asocian con estructuras intermedias (E3 y E4), excepción hecha de las comunidades degradadas (MxDG), que como cabría esperarse, presentan el menor desarrollo estructural. La vinculación entre el número de especies de leñosas (NL) y la comunidad es estrecha: las comunidades degradadas se asocian con la menor diversidad

(MxDG y NL1); el matorral espinosos xeroacántico (XE), el pinsapar (PS) y el matorral esclerófilo (ME) con valores algo superiores (NL2); y el sabinar (SA), el bosque de quercíneas (EQ) y todas las comunidades de transición (Mx) con los mayor riqueza de especies leñosas (Tabla 5.12).

Tabla 5.10.- Relaciones entre las comunidades vegetales y los factores topográficos. Los signos (+) y (-) indican, para la celdilla correspondiente, desviaciones estadísticamente significativas ($p < 0,05$) de las frecuencias observadas con respecto a los valores esperados. El símbolo (.) indica la falta de significación estadística. Altitud: H1: <500 m.; H2: 501-700 m; H3: 701-900 m; H4: 901-1100 m; H5: 1101-1300 m; H6: 1301-1500 m; H7: >1501 m. Pendiente: P1: <5%; P2: 5-20%; P3: 21-60%; P4: 61-100%; P5: >100%. Exposición: E: este; N: norte; O: oeste; S: sur. Comunidad vegetal: XE: matorral espinoso xeroacántico; PS: pinsapar; EQ: bosque mixto de encinas y quejigos (incluye alcornocal); ET: encinar termomediterráneo; SA: sabinar; Mx: comunidades de transición; MxDG: comunidades degradadas (incluye DG: jarales y aulagares).

	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7
XE	-	-	-	-	+	+	+
PS	-	-	-	+	+	.	.
EQ	-	-	+	+	-	-	.
ET	+	+	-	-	-	-	.
ME	-	.	.	-	+	.	.
SA	.	-	+	+	-	.	.
Mx	-	.	+	-	-	-	.
MxDG	.	+	-	.	.	.	-

	P1	P2	P3	P4	P5
XE	.	-	-	+	+
PS	.	-	.	.	.
EQ	-
ET	+
ME
SA	.	+	.	-	.
Mx	.	+	.	-	-
MxDG

	E	N	O	S
XE	-	+	-	-
PS	-	+	.	-
EQ	.	-	+	+
ET	-	.	+	.
ME
SA	.	+	-	.
Mx	.	-	.	+
MxDG	+	-	-	+

Altitud y comunidad: $G=2659,8$ $gl=42$, $p<0,0001$
 Pendiente y comunidad: $G= 375,1$ $gl=28$, $p<0,0001$
 Exposición y comunidad: $G= 428,3$ $gl=21$, $p<0,0001$

Tabla 5.11.- Relaciones entre las comunidades vegetales y la estructura de la vegetación. Los signos (+) y (-) indican, para la celdilla correspondiente, desviaciones estadísticamente significativas ($p < 0,05$) de las frecuencias observadas con respecto a los valores esperados. El símbolo (.) indica la falta de significación estadística. Comunidades vegetales: XE: matorral espinoso xeroacántico; PS: pinsapar; EQ: bosque mixto de encinas y quejigos (incluye alcornocal); ET: encinar termomediterráneo; SA: sabinar; Mx: comunidades de transición; MxDG: comunidades degradadas (incluye DG: jarales y aulagares). ES1 a ES6: tipos estructurales de vegetación (véase métodos).

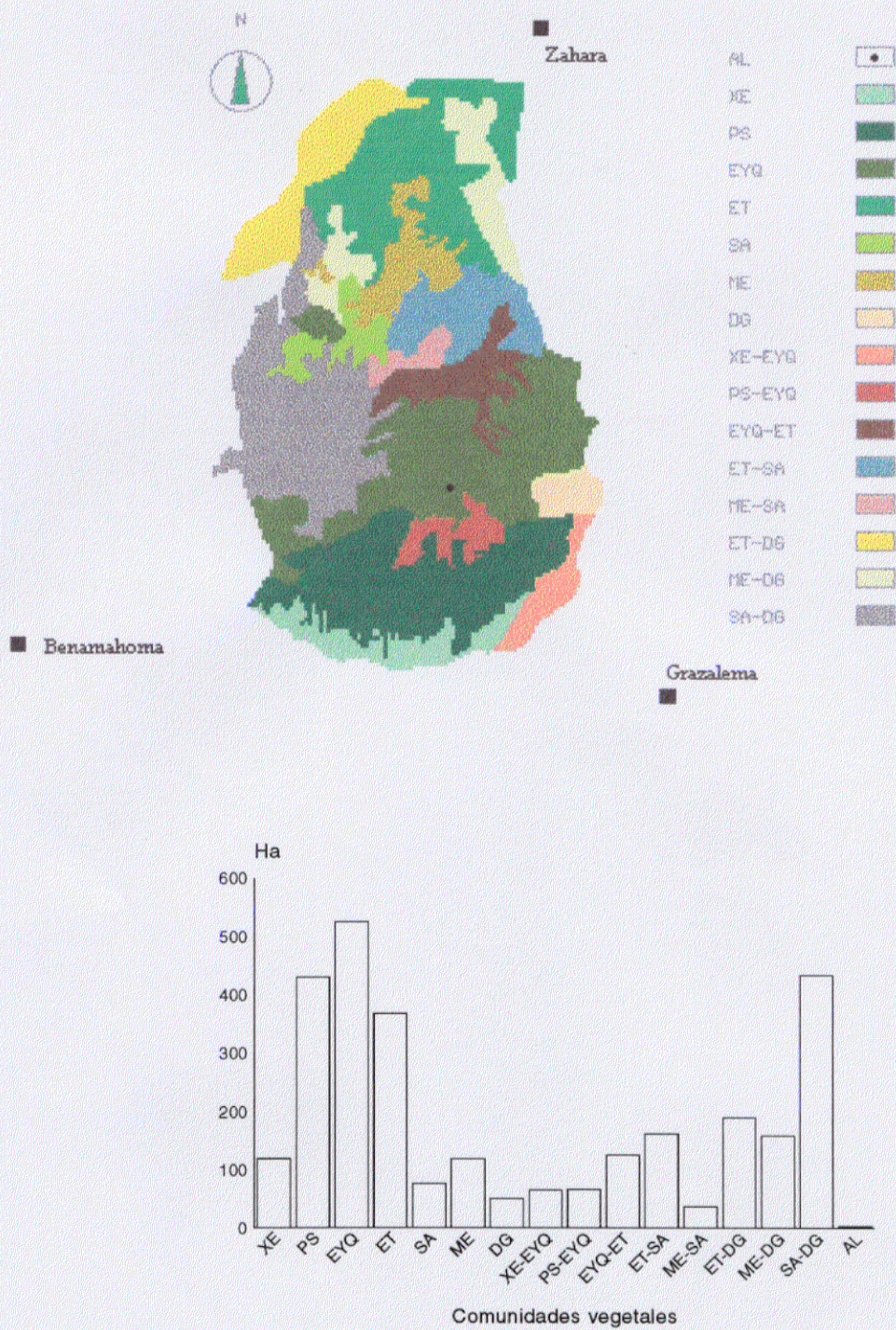
	ES1	ES2	ES3	ES4	ES5	ES6
XE	.	-	+	-	-	-
PS	-	-	-	+	-	-
EQ	-	-	-	-	+	+
ET	-	-	+	+	-	-
ME	.	-	+	-	-	+
SA	.	-	-	+	-	-
Mx	-	-	-	-	+	+
MxDG	+	+	.	-	-	-

Estructura y comunidad: $G=5741,8$ $gl=35$ $p < 0,0001$

Tabla 5.12.- Relaciones entre las comunidades vegetales y el número de especies de leñosas. Los signos (+) y (-) indican, para la celdilla correspondiente, desviaciones estadísticamente significativas ($p < 0,05$) de las frecuencias observadas con respecto a los valores esperados. El símbolo (.) indica la falta de significación estadística. Comunidades de vegetación: XE: matorral espinoso xeroacántico; PS: pinsapar; EQ: bosque mixto de encinas y quejigos (incluye alcornocal); ET: encinar termomediterráneo; SA: sabinar; Mx: comunidades de transición; MxDG: comunidades degradadas (incluye DG: jarales y aulagares). Número de especies de leñosas: NL1: <12 especies/Ha; NL2: 13-18 especies/Ha; NL3: 19-24 especies/Ha; NL4: >25 especies/Ha.

	NL1	NL2	NL3	NL4
XE	-	+	-	-
PS	-	+	-	-
EQ	-	.	+	+
ET	-	+	-	+
ME	-	+	-	.
SA	.	-	-	+
Mx	-	-	+	+
MxDG	+	-	-	-

Número de leñosas y comunidad de vegetación: $G=3686,9$ $gl=21$, $p < 0,0001$



Mapa 5.16.- Comunidades vegetales en la RPNG: matorral espinoso xeroacántico (XE), pinsapar (PS), bosque de encinas y quejigos (EYQ), encinar termomediterráneo (ET), alcornocal (AL), sabinar (SA), matorral esclerófilo (ME), matorral degradado (DG) y comunidades de transición (XE-EQ, PS-EQ, EQ-ET, ET-SA, ME-SA, ET-DG, ME-DG y SA-DG). Descripción en el texto.

Fenología de la fracción leñosa de la flora

El patrón fenológico de la fracción leñosa de la flora en la RPNG, referido exclusivamente para las 62 especies predominantes, se recoge en la Figura 5.5, donde la variación del número de especies queda expresada como porcentaje del número máximo de especies de leñosas en flor. La época de máxima floración de las leñosas en la RPNG (aquella en la cual el número de especies en flor es igual o superior al 50% del total de las especies), ha quedado comprendida entre marzo y junio. El mes con mayor número de especies en floración es mayo, circunstancia ésta ya señalada por Talavera y Herrera (1987) tanto para la fracción leñosa como para la flora en general, quienes además señalan un pequeño desfase, cifrado en dos semanas, entre la curva de floración de la vegetación leñosa y la del componente herbáceo. En cuanto al patrón de fructificación, pueden destacarse dos periodos: uno primaveral y representado por aquellas especies donde la fructificación sucede inmediatamente a la floración, caso por ejemplo de las cistáceas, y otro otoñal cuyos mejores exponentes son las quercíneas. La Tabla 5.13 recoge los patrones fenológicos de las principales especies leñosas estudiadas.

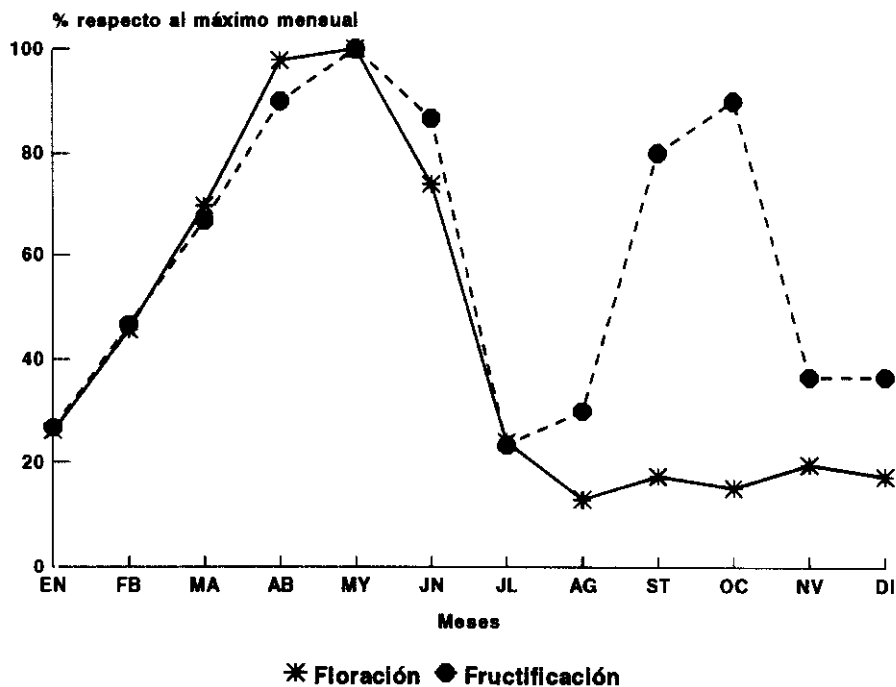


Figura 5.5.- Variación anual del número de especies de la fracción leñosa en flor y fruto, expresado como porcentaje del número máximo de especies.

Descripción del hábitat y disponibilidad de recursos

Tabla 5.13.- Patrón de floración y de fructificación de las especies leñosas predominantes en la RPNG.

Especie	Floración	Fructificación
<i>Abies pinsapo</i>	abril y mayo	agosto a octubre
<i>Acer monspessulanum</i>	abril a junio	julio y agosto
<i>Arbutus unedo</i>	octubre a febrero	
<i>Asparagus spp.</i>	julio a noviembre	
<i>Callicotome villosa</i>	marzo a mayo	
<i>Ceratonía siliqua</i>	septiembre a enero	agosto
<i>Chamaerops humilis</i>	marzo a mayo	
<i>Cistus albidus</i>	febrero a junio	
<i>Cistus crispus</i>	marzo a junio	
<i>Cistus ladanifer</i>	abril a junio	
<i>Cistus monspeliensis</i>	abril a junio	
<i>Cistus salvifolius</i>	marzo a junio	
<i>Clematis vitalba</i>	junio y julio	octubre a diciembre
<i>Coronilla valentina sbsp. glauca</i>	enero a junio	
<i>Crataegus monogyna</i>	marzo a mayo	agosto y septiembre
<i>Cytisus baeticus</i>	abril a junio	
<i>Cytisus grandiflorus</i>	abril a junio	
<i>Daphne gnidium</i>	julio a noviembre	octubre a diciembre
<i>Daphne laureola sbsp. latifolia</i>	enero a mayo	
<i>Erica arborea</i>	febrero a abril	
<i>Erica australis</i>	diciembre a abril	
<i>Erinacea anthyllis</i>	mayo a agosto	
<i>Halimium atriplicifolium</i>	marzo a junio	
<i>Hedera helix</i>	septiembre a diciembre	
<i>Jasminum fruticans</i>	marzo a junio	
<i>Juniperus oxycedrus</i>	noviembre a enero	septiembre y octubre
<i>Juniperus phoenicea</i>	noviembre a enero	septiembre y octubre
<i>Lavandula spp.</i>	febrero a noviembre	
<i>Lonicera etrusca</i>	mayo y junio	
<i>Lonicera implexa</i>	mayo y junio	
<i>Myrtus communis</i>	marzo a julio	octubre a febrero
<i>Nerium oleander</i>	mayo a septiembre	
<i>Olea europea var. silvestris</i>	abril a junio	octubre a diciembre
<i>Phlomis composita</i>	abril a julio	
<i>Phlomis lychnitis</i>	marzo a junio	
<i>Phlomis purpurea</i>	marzo a junio	
<i>Phyllirea angustifolia</i>	febrero a abril	septiembre y octubre
<i>Phyllirea latifolia</i>	febrero a abril	septiembre y octubre
<i>Pistacia lentiscus</i>	abril y mayo	septiembre y octubre
<i>Pistacia terebinthus</i>	abril a junio	septiembre y octubre
<i>Prunus mahaleb</i>	abril a julio	septiembre y octubre
<i>Prunus spinosa</i>	enero a marzo	septiembre y octubre
<i>Ptilotrichum speciosum</i>	mayo a junio	
<i>Quercus canariensis</i>	febrero a mayo	septiembre y octubre
<i>Quercus coccifera</i>	marzo a mayo	septiembre y octubre
<i>Quercus faginea</i>	febrero a mayo	septiembre y octubre
<i>Quercus rotundifolia</i>	febrero a mayo	septiembre y octubre
<i>Quercus suber</i>	marzo a mayo	octubre a diciembre
<i>Retama sphaerocarpa</i>	abril a junio	
<i>Rhamnus alaternus</i>	enero a abril	septiembre y octubre
<i>Rhamnus lycioides sbsp. oleoides</i>	marzo a mayo	
<i>Rhamnus myrtifolius</i>	febrero a abril	septiembre y octubre
<i>Rosa spp.</i>	abril a junio	septiembre diciembre
<i>Rubia peregrina</i>	febrero a junio	
<i>Rubus ulmifolium</i>	mayo a septiembre	
<i>Ruscus aculeatus</i>	febrero a mayo	
<i>Smilax aspera</i>	septiembre a noviembre	
<i>Sorbus aria</i>	mayo a junio	septiembre y octubre
<i>Staurocanthus boivinii</i>	junio a febrero	
<i>Teucrium fruticans</i>	febrero a junio	
<i>Thymus spp.</i>	abril a junio	
<i>Ulex baeticus</i>	diciembre a junio	
<i>Viburnum tinus</i>	enero a abril	

El período de fructificación se detalla para aquellas especies en donde está claramente separado en el tiempo del período de floración.

La mayoría de las especies de leñosas de la RPNG se caracterizan por presentar un periodo de crecimiento vegetativo de ciclo corto (p.e. *Quercus*, *Pistacia*, *Lonicera*, *Juniperus*, *Daphne*), que se produce en primavera, independientemente de que algunos ejemplares en circunstancias particulares desarrollen una segunda fase de crecimiento. Dos de las especies más relevantes desde el punto de vista trófico para el corzo (ver Capítulo 3), el rosal silvestre (*Rosa spp.*) y la zarza (*Rubus ulmifolius*), se caracterizan, sin embargo, por el crecimiento foliar continuo (Yela, *com. pers.*).

5.3.3.- Cobertura de ocultación

La RPNG ofrece bloqueo visual en toda su extensión, alcanzando valores elevados en gran parte de su superficie. Solamente el 29,8% de la misma no ofrece niveles de COc (Tabla 5.14). El nivel de bloqueo visual es superior al 40% en casi todo el área de estudio (96,2%, Mapa 5.17) y la sexta parte de la superficie (el 15,7%) ofrece una COc completa (Mapa 5.18).

Tabla 5.14.- Bloqueo visual (BV) y cobertura de ocultación (COc) para cérvidos en la RPNG, medido como porcentaje de superficie. Nulo: <5%; Muy Bajo: 5-20%; Bajo: 20-40%; Medio: 40-60%; Alto: 60-80%; Muy Alto: 80-95%; Completo: >95%.

	Bloqueo visual	Cobertura de ocultación
Nulo	0	29,8
Muy Bajo	1,8	9,9
Bajo	2,0	20,0
Medio	18,5	9,5
Alto	31,1	8,4
Muy Alto	24,1	6,7
Completo	22,5	15,7

La protección más elevada, medida como cobertura de ocultación (COc), se da en alturas entre los 700-900 m, en pendientes suaves, inferiores al 20% y con exposiciones nunca al norte (Tabla 5.15). La COc está asociada en sus mayores valores con las estructuras más complejas (ES5 y ES6) y con NL altos (>13 especies/Ha) y por consiguiente, con las comunidades que aúnan estas características, sobre todo las comunidades mixtas de transición (Tabla 5.17).

Tabla 5.15.- Relaciones entre la cobertura de ocultación (COc) y los factores topográficos. Los signos (+) y (-) indican, para la celdilla correspondiente, desviaciones estadísticamente significativas ($p < 0,05$) de las frecuencias observadas con respecto a los valores esperados. El símbolo (.) indica la falta de significación estadística. COc1: nulo (<5%); COc2: muy bajo (5-20%); COc3: bajo (20-40%); COc4: medio (40-60%); COc5: alto (60-80%); COc6: muy alto (80-95%); COc7: completo (>95%). Altitud: H1: <500 m.; H2: 501-700 m; H3: 701-900 m; H4: 901-1100 m; H5: 1101-1300 m; H6: 1301-1500 m; H7: >1501 m. Pendiente: P1: <5%; P2: 5-20%; P3: 21-60%; P4: 61-100%; P5: >100%. Exposición: E: este; N: norte; O: oeste; S: sur.

	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7
COc1	.	.	-	.	+	+	+
COc2	+	+	.	.	-	-	.
COc3	+	-	-	+	+	-	.
COc4	+	+	.	-	-	-	.
COc5	-	-	+	-	-	-	.
COc6	-	.	+	-	-	-	.
COc7	-	-	+	.	-	-	-

	P1	P2	P3	P4	P5
COc1	.	.	-	+	.
COc2	.	.	+	-	.
COc3	.	-	+	.	-
COc4	.	.	-	+	+
COc5	.	+	.	-	.
COc6	.	+	.	-	.
COc7	+	.	.	.	-

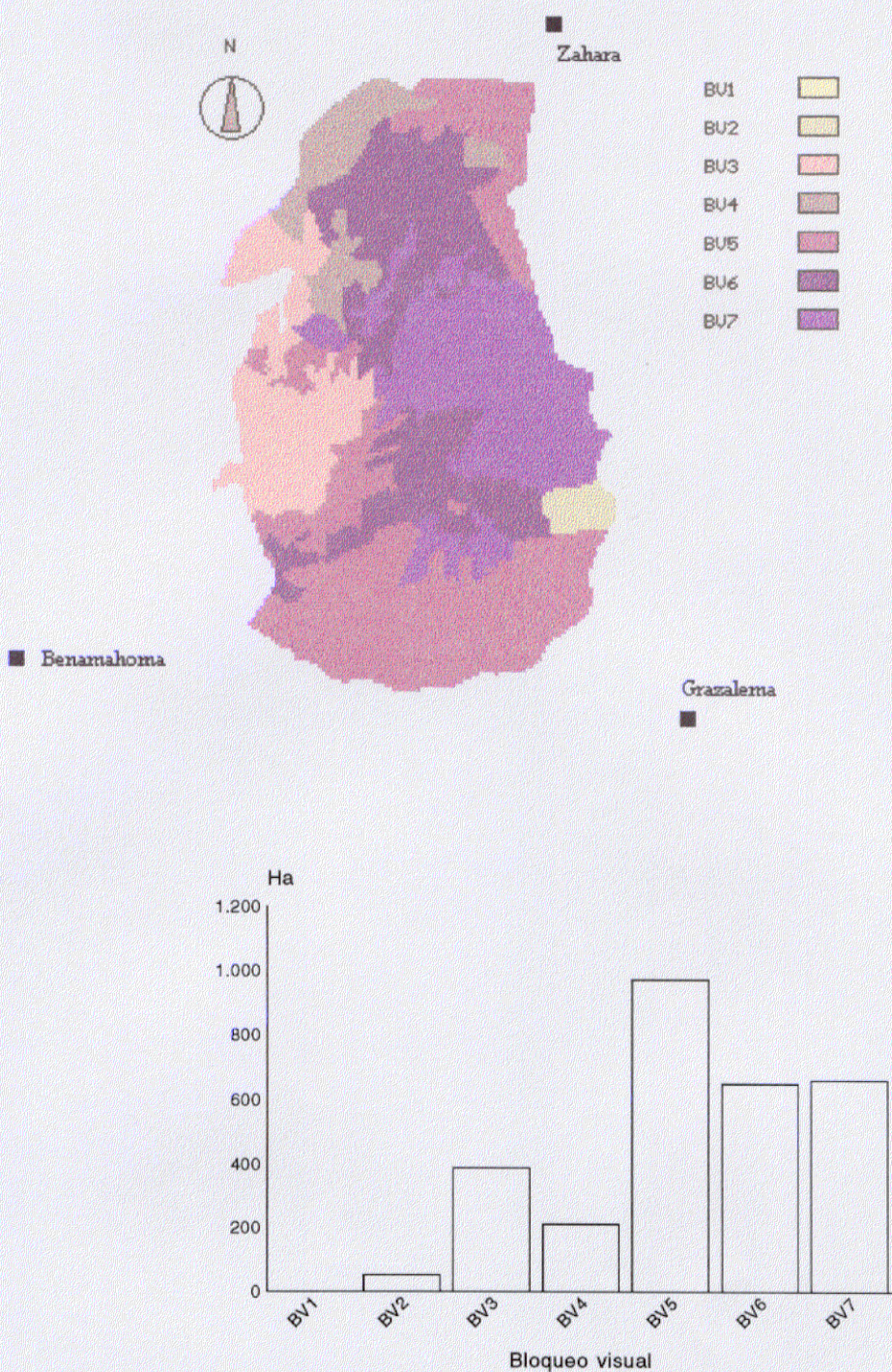
	E	N	O	S
COc1	-	+	.	.
COc2	.	-	+	+
COc3	-	+	-	-
COc4	+	-	-	.
COc5	-	-	+	+
COc6	+	-	.	+
COc7	+	.	.	.

Altitud y cobertura de ocultación:	G=1353,8	gl=36, $p < 0,0001$
Pendiente y cobertura de ocultación:	G= 279,1	gl=24, $p < 0,0001$
Exposición y cobertura de ocultación:	G= 330,8	gl=18, $p < 0,0001$

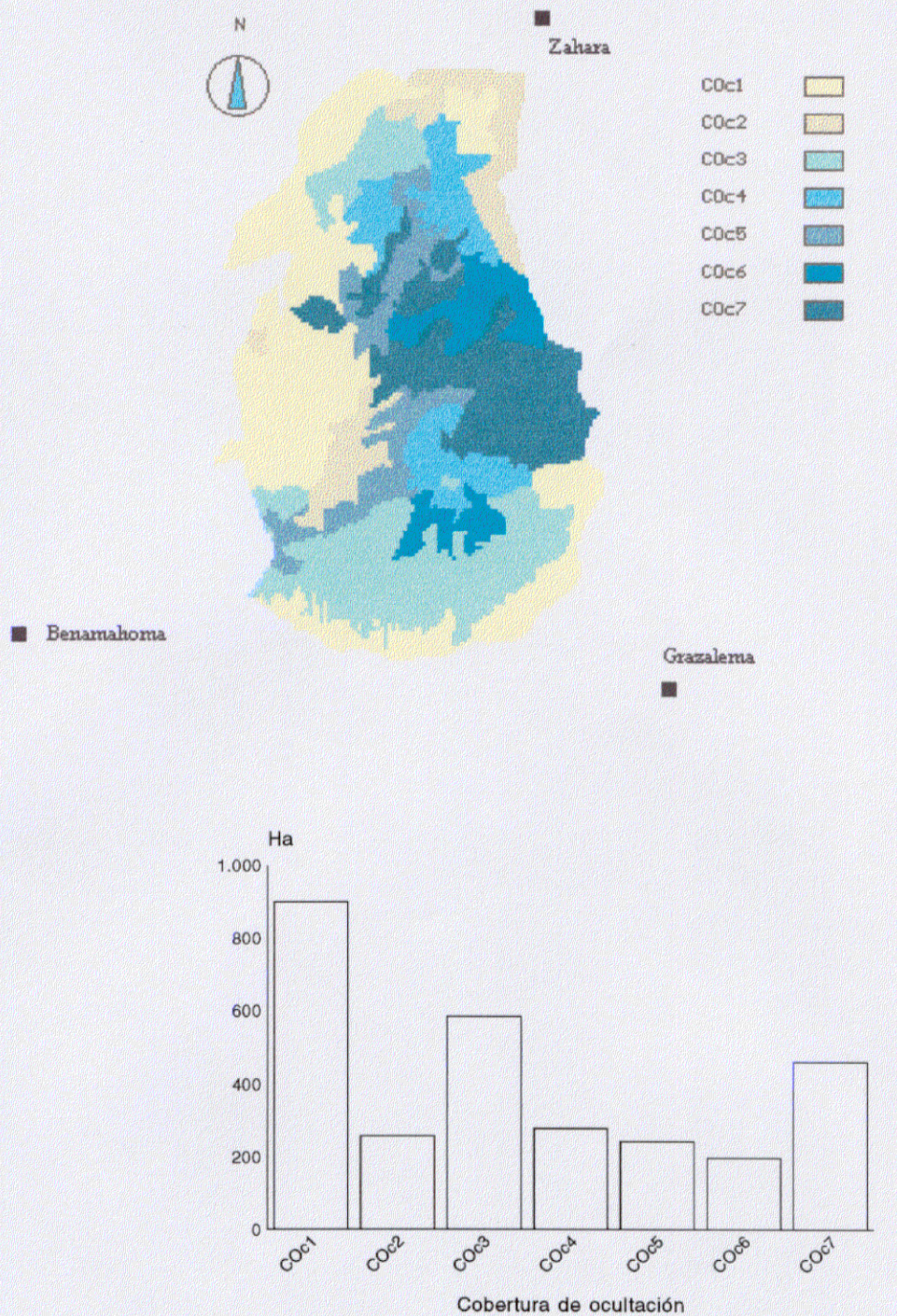
Tabla 5.16.- Relaciones entre la cobertura de ocultación (COc) y la vegetación (estructura, número de especies y comunidades). Los signos (+) y (-) indican, para la celdilla correspondiente, desviaciones estadísticamente significativas ($p < 0,05$) de las frecuencias observadas con respecto a los valores esperados. El símbolo (.) indica la falta de significación estadística. COc1: nulo (<5%); COc2: muy bajo (5-20%); COc3: bajo (20-40%); COc4: medio (40-60%); COc5: alto (60-80%); COc6: muy alto (80-95%); COc7: completo (>95%). ES1 a ES6: tipos estructurales de vegetación (véase métodos). Número de especies de leñosas: NL1: <12 especies/Ha; NL2: 13-18 especies/Ha; NL3: 19-24 especies/Ha; NL4: >25 especies/Ha. XE: matorral espinoso xeroacántico; PS: pinsapar; EQ: bosque mixto de encinas y quejigos (incluye alcornocal); ET: encinar termomediterráneo; SA: sabinar; MX: comunidades de transición; MX-DG: comunidades degradadas (incluye DG: jarales y aulagares).

	ES1	ES2	ES3	ES4	ES5	ES6			
COc1	+	+	+	-	-	-			
COc2	-	-	+	+	-	-			
COc3	-	-	-	+	-	-			
COc4	-	-	+	-	-	+			
COc5	-	-	-	-	+	+			
COc6	.	-	-	-	+	+			
COc7	-	-	-	-	+	+			
	NL1	NL2	NL3	NL4					
COc1	+	-	-	-					
COc2	-	+	-	-					
COc3	-	+	-	-					
COc4	-	+	-	+					
COc5	-	+	-	.					
COc6	-	-	+	+					
COc7	-	-	+	+					
	XE	PS	EQ	ET	ME	SA	Mx	MxDG	
COc1	+	-	-	-	.	+	-	+	
COc2	-	-	-	+	-	-	-	+	
COc3	-	+	-	+	-	-	-	-	
COc4	-	-	+	+	-	-	-	-	
COc5	-	-	+	-	+	+	-	-	
COc6	+	-	-	-	+	-	-	-	
COc7	-	-	+	-	+	-	+	-	

Estructura y cobertura de ocultación: G=5579,0 gl=36 $p < 0,0001$
 Número de leñosas y c. de ocultación: G=4077,8 gl=18 $p < 0,0001$
 Comunidad vegetal y c. de ocultación: G=6556,8 gl=42 $p < 0,0001$



Mapa 5.17.- Bloqueo visual para cérvidos en la RPNG, medido como porcentaje. Categorías: BV1 (<5 %), BV2 (5-20%), BV3 (21-40%), BV4 (41-60%), BV5 (61-80%), BV6 (81-95%) y BV7 (> 95%).



Mapa 5.18.- Cobertura de ocultación (COc) para cérvidos en la RPNG, medida como porcentaje. Categorías: COc1 (<5 %), COc2 (5-20%), COc3 (21-40%), COc4 (41-60%), COc5 (61-80%), COc6 (81-95%) y COc7 (> 95%).

5.3.4.- Biomasa vegetal disponible y calidad nutricia del matorral

El número de plantas leñosas con disponibilidad de biomasa en la RPNG ha sido elevado (Figura 5.6). Entre las que han mostrado valores apreciables de disponibilidad destacan varias de las citadas habitualmente como componentes importantes de la dieta del corzo, como la hiedra, las quercíneas o los rosales silvestres (véase el Capítulo 3). Asimismo, es destacable el notorio contraste entre los porcentajes de disponibilidad de ramón nuevo y de ramón viejo para la zarza, una de las plantas más activamente seleccionadas por el corzo allí donde está presente (p.e. Maizeret 1988).

La calidad nutricia del matorral se ha evaluado de forma independiente para la fracción de ramón nuevo y la fracción de ramón viejo (Tabla 5.17). La materia seca digestible ha oscilado entre el 46% de las plantas de madreSelva de segundo año y el 60.8% de las hojas y tallos nuevos de espinos majuelo. El contenido de proteínas es elevado en las hiedras (11,1%), zarzaparrillas y quejigos. Los valores más bajos de contenido proteico han correspondido a la madreSelva. Las ligninas están particularmente bien representadas en los tallos y hojas viejas de las encinas (38%), no destacando su presencia en el reto de las especies de leñosas analizadas. Entre los compuestos secundarios, destaca la presencia de saponinas (muy abundantes en las hiedras) y taninos (abundantes entre las quercíneas, tanto en los tallos y hojas de nuevo crecimiento, como en los correspondientes a años anteriores). El contenido hídrico medio ha sido del 68,3 %. Los brotes leñosos nuevos han sido los elementos del matorral que, en proporción, han presentado el mayor contenido en agua.

Tabla 5.17.- Calidad nutricia del matorral mediterráneo en función de la edad de la planta. Datos obtenidos a partir de 36 especies (citadas en Figura 5.6) y expresados como porcentaje. Parámetros: fibras neutro detergentes (NDF), contenido celular (CC), ácido detergente (ADF), hemicelulosa (HEM), lignina (LIG), celulosa (CEL) y materia seca digestible (DMD). Tomado de Soriguer et al. 1994c.

	Ramón nuevo		Ramón seco	
	media	Rango	media	rango
NDF	36,05	16,55-52,50	43,93	25,13-68,90
CC	63,94	47,12-83,45	56,06	31,50-74,80
ADF	33,83	8,58-47,01	38,88	14,83-57,74
HEM	5,25	0,14-14,26	6,07	0,04-16,26
LIG	13,75	1,40-27,06	15,27	3,43-38,48
CEL	20,08	7,18-28,95	23,95	1,20-39,90
DMD	58,19	48,30-77,42	52,61	33,79-75,51

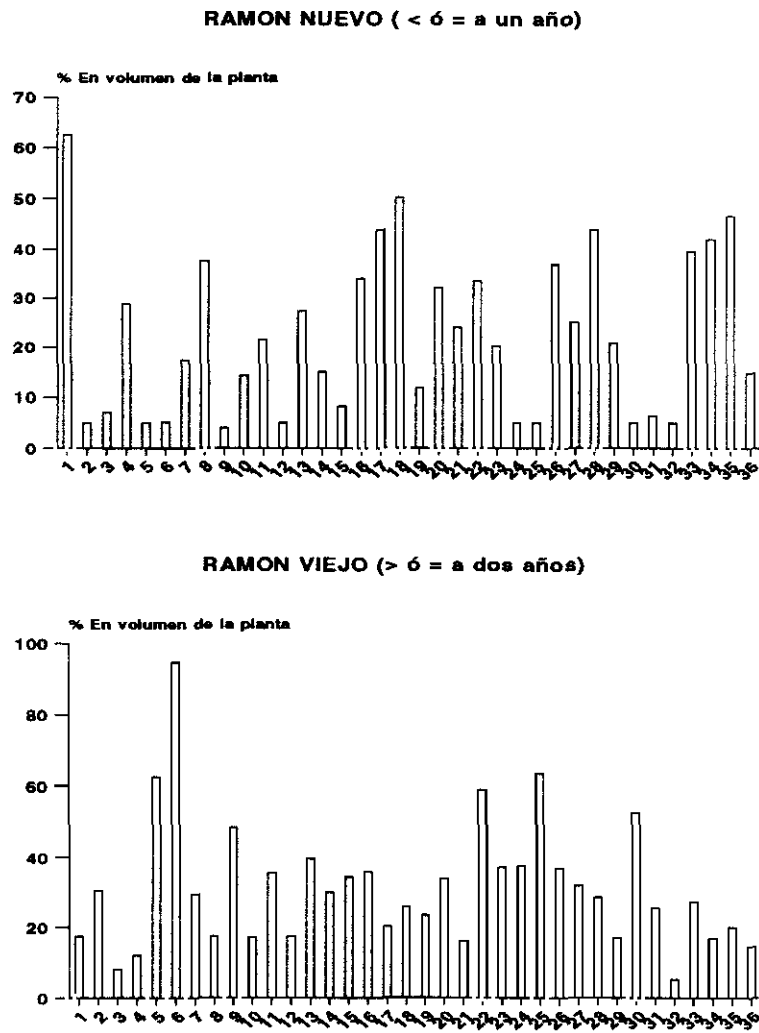


Figura 5.6.- Biomasa vegetal disponible (expresada como porcentaje respecto del total del volumen de la planta) en el ramón nuevo (brotes del año) y en el ramón viejo, para algunas de las principales especies de la RPNG (Soriguer *et al.*, inédito).

Clave especies vegetales:

01 Adenocarpus decorticans	02 Abies pinsapo	03 Arbutus unedo
04 Cistus albidus	05 Cistus crispus	06 Clematis spp.
07 Cistus monspeliensis	08 Daphne gnidium	09 Daphne laureola
10 Erica arborea	11 Hedera helix	12 Jasminum fruticans
13 Juniperus oxycedrus	14 Lonicera periclymenum	15 Ligustrum vulgaris
16 Myrtus communis	17 Olea europaea	18 Phyllirea angustifolia
19 Phyllirea latifolia	20 Pistacia lentiscus	21 Phlomis purpurea
22 Quercus rotundifolia	23 Quercus faginea	24 Quercus suber
25 Ruscus aculeatus	26 Rhamnus alaternus	27 Retama sphaerocarpa
28 Rhamnus lycioides	29 Rosa spp.	30 Rubia peregrina
31 Rubus ulmifolius	32 Smilax aspera	33 Scrophularia spp.
34 Teucrium fruticans	35 Ulex spp.	36 Viburnum tinus

5.4.- CONCLUSIONES

1.- El perfil topográfico de la RPNG es irregular, de acuerdo con un gradiente altitudinal marcado de dirección norte-sur y de sentido ascendente. Predominan las alturas entre 500 y 1300 m, las pendientes intermedias (21% al 60%) y las exposiciones al norte. Los terrenos llanos están muy dispersos y son siempre de pequeño tamaño.

2.- La vegetación presenta estructuras pluriestratificadas con un grado de cobertura apreciable (> 21% cobertura por estrato) en dos tercios del área de estudio. Los pastizales suelen estar restringidos a pequeñas manchas dentro del matorral y a las cumbres. Las masas forestales bien conformadas ocupan la tercera parte de la RPNG. Las estructuras más complejas se relacionan con alturas intermedias (701-900 m), pendientes suaves (5%-20%) y exposiciones al sur.

3.- El componente leñoso de la vegetación está formado principalmente por 62 de las 125 especies que se han determinado como constituyentes del mismo; 27 conforman el matorral arbustivo y 16 llegan a alcanzar el porte arbóreo. En promedio, el matorral subarbustivo presenta $16 \pm 0,6$ especies en su composición, por $5 \pm 1,1$ especies en el arbustivo y $3 \pm 1,2$ especies en el arbolado. El incremento en el número de especies está asociado directamente con una mayor complejidad estructural de la vegetación e inversamente con la altitud.

4.- La distribución y la abundancia relativa de las leñosas es desigual. Destaca la presencia dominante de la encina, el pinsapo y el quejigo en el estrato arbóreo; la encina, la sabina y la zarza en el arbustivo; y la jaras y encinas en el subarbustivo.

5.- En función de la composición florística y la complejidad estructural, se han podido definir ocho comunidades vegetales (matorral espinoso xeroacántico, pinsapar, encinar-quejigal, encinar termomediterráneo, alcornocal, sabinar, matorral y matorral de degradación), junto con cinco más resultantes de la imbricación entre pares de ellas y otras tres caracterizadas por su estado de degradación. El pinsapar, el bosque mixto de encinas y quejigos y el encinar termomediterráneo son las tres comunidades vegetales más relevantes localizadas en la RPNG.

6.- La época de máxima floración para las especies leñosas queda comprendida entre marzo y junio, siendo mayo el mes con mayor número de especies en floración. El patrón de fructificación presenta un pico primaveral, atribuible a las especies donde éste

sucede inmediatamente a la floración (fundamentalmente caméfitos), y un pico otoñal, representado principalmente por la bellota de las quercíneas y los frutos carnosos de las rosáceas.

7.- La mayoría de las leñosas se caracteriza por presentar un periodo de crecimiento vegetativo de ciclo corto que se produce en primavera. Las tres especies principales en distribución y abundancia que se caracterizan por presentar crecimiento foliar continuo son el rosal silvestre, la zarza y la hiedra.

8.- La RPNG ofrece posibilidades de bloqueo visual en toda su extensión y para el 96,2% de la superficie el grado de intercepción es superior al 40%. La cobertura de ocultación es alta (> 60%) en un tercio (30,1%) de la RPNG y completa en la sexta parte (15,7%). Teniendo en cuenta que la mayor parte de la vegetación es perennifolia, se puede asumir que dichas condiciones se mantienen durante la mayor parte del año. La cobertura de ocultación es más elevada en las alturas intermedias (700-900 m), las pendientes suaves (< 20%) y en las posiciones orientadas hacia el este. El hecho de que los niveles de bloqueo visual y de cobertura de ocultación sean elevados permite suponer posibilidades adecuadas de refugio (frente a clima, predadores y perturbaciones) para una especie forestal.

9.- El número de leñosas con disponibilidad de biomasa es elevado. Entre las que mayores valores poseen cabe destacar la hiedra, el rosal silvestre y las quercíneas. Cabe destacar que la mayor parte de las leñosas que, estando presentes en la RPNG, han sido citadas como componentes habituales de la dieta del corzo, han mostrado valores apreciables de disponibilidad. Entre los parámetros indicativos de la calidad nutricia de la fracción leñosa de la flora, se ha señalado que el contenido hídrico medio es del 68,3% y la materia seca digestible oscila entre el 46%-60,8%.

10.- El elevado número de especies leñosas en la RPNG, la amplitud en el área de distribución y la abundancia relativa de algunas de las más importantes en la dieta de la especie permiten suponer unas condiciones adecuadas desde el punto de visto trófico. Es especialmente destacable la concordancia registrada entre la disponibilidad de leñosas en la RPNG y la dieta de la especie.

11.- Se puede considerar que, desde el punto de vista de la disponibilidad de vegetación (diversidad y abundancia) y de la capacidad de protección que ofrece, la RPNG parece ser un hábitat favorable para el corzo.

CAPITULO 6. DINAMICA POBLACIONAL Y ORGANIZACION SOCIAL

6.1.- INTRODUCCION

Una población es un grupo de organismos de la misma especie que ocupan un espacio particular en un tiempo determinado (Dajoz 1974, Krebs 1989), límites que, en la práctica, se delimitan de forma arbitraria (Tellería 1986, Krebs 1989). La población está dotada de características intrínsecas que le son propias y que no pueden aplicarse a los individuos (Dajoz 1974, Krebs 1989). Estas características poblacionales no permanecen estables, sino que muestran variaciones espacio-temporales en respuesta a la incidencia de múltiples factores, parte de los cuales actúan como reguladores de la población. El estudio cuantitativo (descripción y análisis) de esas variaciones lleva a definir unos parámetros poblacionales. Algunos de los parámetros poblacionales considerados básicos para abordar el estudio de una población son el tamaño poblacional, la estructura en clases de edad y sexo, el ciclo reproductor, los índices reproductivos y la organización social (Caughley 1977, Barbault 1981, Fowler y Smith 1981, Seber 1982).

En los cérvidos, el tamaño poblacional se relaciona fundamentalmente con la capacidad de acogida del medio, siendo importantes también otros factores como el clima, la situación geográfica, la topografía, la presión de predación, el grado de infestación o la competencia intra- e interespecífica (p.e. Clutton-Brock *et al.* 1982, Bobek *et al.* 1984, Fruzinski *et al.* 1983, Fuller 1990). Esta situación se ha comprobado en el corzo (p.e. Andersen 1953, Strandgaard 1972, Ellenberg 1978, Padaiga y Marma 1979, Kaluzinski 1982a, Cederlund y Lindstrom 1983, Fruzinski *et al.* 1983, Blant 1987a, Staines y Ratcliffe 1987, Gaillard 1988, Aulak y Babinska-Werka 1990a, Sáez-Royuela y Tellería 1991, Costa 1992a).

La variabilidad de los niveles poblacionales del corzo a lo largo de su área de distribución (véase la Tabla 3.1) parece responder fundamentalmente a un gradiente relacionado con el tipo de hábitat (Sáez-Royuela y Tellería 1991). A éste podría añadirse un segundo gradiente, relacionado con la latitud. Si se comparan los resultados de densidad de corzo obtenidos respecto a un eje NE-SO que una los extremos de su área de distribución (Suecia Central y Cádiz), los valores más elevados se encuentran en torno al centro de este eje (en datos absolutos, el 60% de los corzos europeos se concentran entre Alemania, Austria y Polonia; Trense 1989). Las excepciones a este gradiente serían las densidades registradas en el sur de Suecia por Liberg *et al.* (1991), que reflejan la mayor concentración de corzos en el extremo inferior de Escandinavia, pero que al corresponder a un pequeño bosque no pueden ser generalizadas sin un

estudio más profundo; y las de Costa (1992a) para la Cordillera Cantábrica, es decir, de forma equivalente al caso anterior, dentro de la Península Ibérica se concentran la mayoría de los corzos en el extremo norte. Esta última cuestión se relaciona con el segundo gradiente apuntado: respecto al tipo de hábitat, las mayores densidades se alcanzan en los bosques templados de frondosas, en detrimento de los ecosistemas mediterráneos. Tanto en Italia (Mattioli *et al.* 1992) como en España (Costa 1992a) sólo se alcanzan densidades superiores a los 15 ej/km² en hayedos y robledales situados por encima de los 1000 m de altitud. Asimismo, tales son los lugares de máxima presencia de corzo en Portugal (Pereira y Pereira 1980). La situación de la RPNG en el extremo de ambos gradientes (ecosistema mediterráneo y límite meridional) hace pronosticar que la densidad poblacional no sea en principio muy elevada. No obstante, ciertas características locales (topografía y clima, bajo nivel de predadores y competidores, ausencia de caza) puede que estén contribuyendo a elevar los niveles de población, enmascarando los efectos del gradiente.

La estructura de sexos y edades tiene una importancia decisiva sobre el funcionamiento de las poblaciones, particularmente en el caso de especies que, como el corzo, presentan ciclos vitales plurianuales, por cuanto condiciona sus posibilidades de evolución demográfica (Caughley 1977, Blant 1987a). En condiciones naturales, esta estructura es el resultado de la acción de mecanismos intrapoblacionales, casi siempre específicos para la especie dada, y de factores del hábitat (Fruzinski y Labudzki 1982b). De forma general, se admite que entre las poblaciones de grandes mamíferos que viven en condiciones naturales o seminaturales es común el mantenimiento de un equilibrio entre los sexos y que, en consecuencia, las proporciones con las que aparecen representados en la población no difieren significativamente de una distribución teórica 1:1 (Caughley 1977, Clutton-Brock y Harvey 1984b, Fandos 1991; revisión en Ridley 1993). Para el caso concreto del corzo, esta circunstancia se ha corroborado en varias ocasiones entre ejemplares adultos (p.e. Vincent *et al.* 1979, Pielowski y Bresinski 1982, Blant 1987a, Costa 1992a), jóvenes (Andersen 1953), crías (Kurt 1968) e incluso entre los sexos de los fetos (Kurt 1968, Nikolandie 1968). No obstante, hay evidencias que apoyan que las crías nacidas responden a la relación de 1,3 hembras por macho (Kaluzinski 1982a) y que en los jóvenes este predominio se mantiene (1,25 hembras:macho, Borg 1970).

Para explicar las desviaciones de esta tendencia 1:1 se ha aludido principalmente a la existencia de una presión cinegética diferente para cada sexo (Blant *et al.* 1982, Blant 1987a, Costa 1992a), aunque tampoco se ha descartado que sea consecuencia de

los factores ecológicos en sentido amplio (Kaluzinski 1982a), de los efectos del hábitat sobre la población durante el periodo invernal (Fruzinski y Labudzki 1982b), o simplemente de una mayor longevidad de las hembras (Pielowski y Bresinki 1982). La ausencia de caza en la RPNG determina que, en principio, se espere encontrar una estructura de sexos equilibrada en Grazalema.

El desarrollo del proceso reproductivo de una especie está condicionado por dos factores. En primer lugar, por un componente genético que influye principalmente en la primera parte del proceso (producción de óvulos fértiles, capacidad de ser fecundados y viabilidad del embrión; determinado principalmente por factores evolutivos) y, en segundo lugar, por un componente ambiental (disponibilidad de recursos, competencia inter e intraespecífica, predación, enfermedades, etc.), que determina el estado de una población en un momento concreto y en un lugar determinado (Bronson 1979, Fandos 1991). En consecuencia, el estudio funcional de la dinámica de poblaciones requiere una estimación de los parámetros reproductivos (Delorme *et al.* 1988, Gaillard 1988) y del patrón de variación en las tasas de supervivencia (Gaillard *et al.* 1993a).

El potencial reproductivo fisiológico de una especie es característico de la misma. En el corzo se haya bien documentada la ocurrencia de partos triples (véase el Capítulo 3), por lo que esta cifra puede asumirse como el potencial reproductivo fisiológico de la especie (no obstante, hay una reseña, Flerov 1952 en Chapman y Chapman 1971, que informa de la ocurrencia excepcional de partos cuádruples en Rusia). En condiciones naturales esta cifra nunca se alcanza para todas las hembras reproductoras de la población (véase el Capítulo 3). Las variaciones en la tasa de reproducción entre poblaciones se manifiestan por una disminución en el potencial reproductivo de la especie, inducido por diferentes respuestas fisiológicas (p.e. disminución en la frecuencia de partos múltiples, aumento del umbral de peso requerido para la ovulación, retraso en la edad de maduración, etc.), desencadenadas por la menor capacidad de acogida del medio (*per se* o derivada de incrementos en la densidad poblacional) (p.e. Albon *et al.* 1983, Teer 1984, Ratcliffe 1984, Gaillard 1988). A falta de referencias precisas obtenidas sobre poblaciones bajo condiciones similares, cabe esperar que los índices reproductivos de la población de Grazalema se enmarquen en el rango de variabilidad descrito para la especie.

Normalmente todos los ungulados tienen un ciclo reproductivo muy marcado, con un periodo de celo y un periodo de partos bien delimitados (Caughley 1977, Bronson 1989). La reproducción en el corzo se ve inducida por factores ambientales, estando

ligada a la duración del día (Sémpéré 1982, Sémpéré y Lacroix 1982). Dadas las diferencias climáticas de la Región Mediterránea respecto a la Eurosiberiana, se puede suponer que, en concordancia con el fotoperiodo, el celo y el parto estarán adelantados en la RPNP.

Otro de los factores a considerar en el estudio de la dinámica poblacional es la organización social. Para describirla, es habitual combinar un enfoque cuantitativo (análisis de la estructura gregaria mediante la distribución de los grupos en clases de tamaño) con otro cualitativo (análisis de la composición del grupo por categorías y/o afinidades sociales, a partir del grado de participación de las clases de individuos dentro de los diferentes tipos de grupo). Esta aproximación ha dado buenos resultados tanto en poblaciones de ungulados silvestres (p.e. Geist 1971, Estes 1974, Jarman 1974, Leuthold y Leuthold 1975, Hirth 1977, Schaal 1982, Hillman 1987, Bon y Campan 1989, Barrette 1991, Lazo 1992) como de otros mamíferos (p.e. Southwell 1984a y b, Arnold *et al.* 1990).

Durante bastante tiempo, el estudio de los sistemas sociales fue enfocado bajo la premisa de que eran una característica fija de cada especie. Las desviaciones del patrón específico establecido eran consideradas como aberraciones (ejemplos en Lott 1991), a pesar de que algunos autores venían reconociendo la variabilidad de los sistemas sociales como una posible estrategia adaptativa (Eisenberg 1966, Crook 1970, Wilson 1975, Crook *et al.* 1976). En la actualidad, la variación intraespecífica en los sistemas sociales es aceptada como integrante del marco del comportamiento social animal (p.e. Bekoff *et al.* 1984, Lott 1984 y 1991, Moehlman 1989, West-Eberhardt 1989): a una especie no le corresponde un sistema social rígido, sino un conjunto de potencialidades que cada población desarrollará en función de sus circunstancias particulares (Lott 1984, Maublanc *et al.* 1987). Entre los principales determinantes de la variación intraespecífica en los sistemas sociales destacan las circunstancias ecológicas. Dentro de los ungulados, son frecuentes tanto los casos de variabilidad encontrados (p.e. Eisenberg 1966, Jarman y Jarman 1979, Lott 1984) como los trabajos que la relacionan con las condiciones ambientales (p.e. Franklin *et al.* 1975, Leuthold y Leuthold 1975, Hirth 1977, Georgii 1980, Schaal 1982, Underwood 1982). Es coherente, por tanto, que las teorías propuestas para explicar la organización social se hayan enfocado desde el punto de vista de las relaciones existentes con el hábitat (no obstante, consúltase la opinión de Wittenberger 1980 al respecto).

Algunos autores consideran que el comportamiento social es dependiente de la interacción de un cúmulo de factores. Jarman (1974) propuso una clasificación de los antílopes africanos en relación con el tamaño de la especie, el hábitat frecuentado, el modo de alimentación, el comportamiento antipredador y la organización social. Geist (1974) relacionó el comportamiento y la organización social con parámetros ecológicos tales como el contenido en fibra del forraje, la productividad vegetal, la biomasa vegetal, la diversidad de la comunidad vegetal, la estabilidad del hábitat, la dispersión del alimento, la estructura tridimensional del hábitat, la colonización y la densidad y diversidad de predadores. Otros autores han destacado el papel que tiene el tamaño de grupo, en particular (1) sobre el riesgo de predación (Estes 1974, Leuthold 1977, Bertram 1978), (2) en la consecución de niveles elevados de productividad primaria mediante el mantenimiento de la vegetación en un estado de crecimiento inmaduro (Hobbs *et al.* 1982, Fryxell 1991) y (3) como respuesta a las variaciones espaciales en la productividad y/o calidad nutricional de la vegetación (Western 1975, Sinclair 1977, Maddock 1979, Fryxell y Sinclair 1988, Focardi y Paveri-Fontana 1992). Por tanto, cabe esperarse que la estructura gregaria sea en parte una respuesta a estos factores (Fryxell 1991) y que el grado de influencia de cada uno de ellos varíe de acuerdo con las circunstancias específicas de cada población.

La organización social del corzo se ha estudiado con profundidad en espacios agrícolas abiertos (p.e. Zejda 1978, Bresinski 1982, Maublanc *et al.* 1985, Stüwe y Hendrichs 1984, Cibien *et al.* 1989a, Mrlík 1992) ó áreas mixtas (Espmark 1974, Johnson 1984), pero muy poco en hábitat forestales (Dzieciolowski 1979, Bideau *et al.* 1983b). De los resultados obtenidos en los estudios citados se puede deducir que el modelo de organización social del corzo depende a la vez de condicionantes ligados a la especie y al contexto ambiental, y que se caracteriza por una marcada variabilidad estacional tanto en la tendencia gregaria como en las relaciones interindividuales. A tenor de la información disponible sobre la especie, cabe esperar que la población de la RPNG muestre una organización social semejante a la encontrada en otras poblaciones y ligada a la fenología de la especie, pero matizada por las peculiares características ambientales de este medio. Desde un punto de vista cuantitativo (tamaño de grupo), considerando que se ha descrito que el tamaño de grupo es mayor en áreas abiertas que cerradas (p.e. Zejda 1978, Kaluzinski 1982a, Maublanc *et al.* 1987, Cibien *et al.* 1989a), dadas las características del hábitat en la RPNG (véase el Capítulo 5), se esperan encontrar tamaños de grupo pequeños de acuerdo con los valores descritos para el conjunto de las poblaciones de la especie. Además, se prevee que el tamaño de grupo muestre una variabilidad estacional semejante a la descrita en otras poblaciones.

Durante el periodo de reproducción, con independencia de las características del hábitat, el modelo de organización social es individualista: aislamiento de las hembras y territorialidad de los machos. Las condiciones particulares del medio (abundancia y distribución de recursos, densidad de población, etc.) pueden influir en el grado de tolerancia observado entre los ejemplares. Fuera del periodo reproductivo, las diferencias observadas entre las poblaciones parecen estar inducidas por la gran variedad de condiciones del medio, principalmente en relación con la abundancia y la distribución de los recursos tróficos y con las condiciones de refugio del hábitat. Las tendencias gregarias en espacios agrícolas abiertos (Kossak 1981a, Bresinski 1982, Maublanc *et al.* 1985, Stüwe y Hendrichs 1984, Cibien *et al.* 1989a, Mrlík 1992) y en áreas boscosas (Dzieciolowski 1979, Bideau *et al.* 1983b) son relativamente similares entre ambos medios durante la primavera y el verano, pero con la llegada del otoño surgen las grandes diferencias: los grupos forestales sobrepasan raramente la unidad familiar (una hembra con sus jóvenes), a menudo acompañada por un macho adulto, mientras que en campo abierto se asiste a la reunión de numerosos adultos de ambos sexos y jóvenes en grandes grupos.

La tendencia gregaria es superior en las hembras que en los machos y, en ambos sexos, muestra variaciones estacionales (*opp.citt.*). En principio, cabe esperar que la tendencia de comportamiento social de cada sexo responda a un modelo propio de la especie y que la población de la RPNG se comporte de forma similar a las demás poblaciones estudiadas. En cuanto al aspecto cualitativo de la estructura social, se asumirá como hipótesis de partida que el comportamiento social es característico de la especie y por tanto que la composición de los grupos será semejante a la descrita para otras poblaciones.

6.2.- METODOS

Densidad relativa

La estimación de la densidad de la población de corzo en la RPNG se ha basado en el muestreo mediante transecto lineal. El método del transecto lineal es un tipo de

itinerario de censo¹ basado en el estudio de las funciones de distribución de las probabilidades de detección de los animales a lo largo de la línea de progresión del itinerario (Hayne 1949b, Eberhardt 1978, Gates 1979, Anderson *et al.* 1979, Burnham *et al.* 1980, Tellería 1986, Krebs 1989, Fandos 1991 y Gaillard *et al.* 1993c; ver condiciones de aplicación también en Fandos *et al.* 1992, Southwell y Weaver 1993, Braza *et al.* 1994b). En la Figura 6.1 se resume el concepto del método. Esta técnica ha sido aplicada al estudio de la abundancia en poblaciones de corzos tanto en áreas relativamente llanas con predominio de cultivos (Zejda 1984 y 1985) o de bosque caducifolio (Gaillard 1988), como en zonas montañosas con bosque caducifolio (Gutián y Bermejo 1987, Fandos *et al.* 1990, Costa 1992a) o mediterráneo (Alvarez 1988). La eficacia del método en el estudio de la abundancia de corzo en bosque ha sido evaluada por Gaillard *et al.* (1993c), quienes han señalado su idoneidad en áreas inferiores a 5.000 Ha.

El diseño experimental en la RPNG planteó como objetivo principal que los resultados pudieran reflejar una densidad media anual. Se consideró la población de corzo de la RPNG como una entidad cerrada (sin intercambios migratorios con el exterior, Dajoz 1974). Se ha optado por un muestreo continuo, con periodicidad mensual y repetición al amanecer y atardecer, para evaluar la época y el momento de censo más idóneos en relación con posibles variaciones en las condiciones de detectabilidad de los animales. Las condiciones de la RPNG aconsejaron realizar los recorridos en automóvil a baja velocidad (10-15 km/h), a lo largo del carril principal que atraviesa el área de estudio en dirección E-O (Figura 6.2), cuya longitud de recorrido es 10,2 Km.

Todos los muestreos fueron realizados por 3 ó 4 personas, siempre las mismas. En la ficha de censo se recogía información referente a las condiciones de realización del censo (fecha; hora solar de inicio y de fin de transecto; incidencias meteorológicas durante la realización del transecto), información acerca del contacto (hora solar de contacto; distancia perpendicular al carril de marcha; distancia lineal al observador; banda derecha o izquierda) e información acerca del animal contactado (especie; tamaño de grupo; composición según categorías de edad y sexo) y del lugar de contacto (coordenadas UTM del punto de contacto en mapa 1:10.000). Se desestimaron aquellos recorridos en los cuales se registró alguna incidencia anormal durante su realización que pudiera haber afectado a los resultados (actividad humana inusual, tormentas repentinas,

¹ Itinerario de censo: procedimiento de estimación de densidad basado en el conteo de los individuos observados a lo largo de un recorrido a través del área de estudio (Tellería 1986).

etc.). Las condiciones climáticas impidieron realizar los transectos completos durante diciembre y enero, por lo que los datos correspondientes a dichos meses no han sido utilizados en el análisis y exposición de resultados.

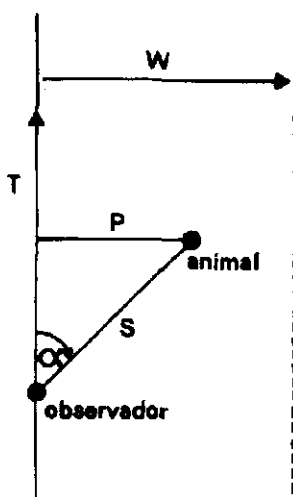


Figura 6.1.- Principio del muestreo de densidad mediante el transecto lineal (tomado de Braza *et al.* 1994b). P: distancia perpendicular del animal al transecto. S: distancia entre el animal y el observador. Ó: ángulo de avistamiento. T: carril de avance del observador. W: anchura del transecto (establecida como fija o variable).

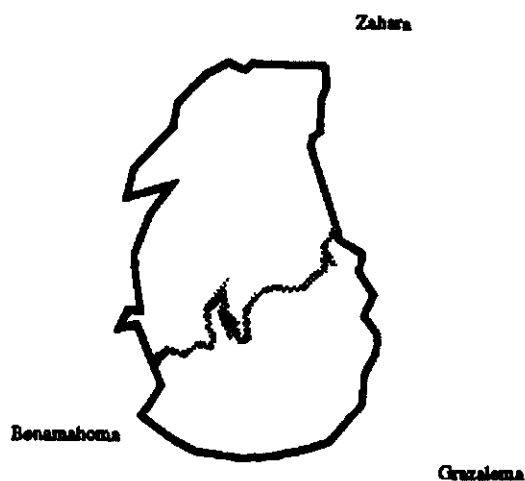


Figura 6.2.- Situación del carril de censo en la RPNG.

Para el análisis estadístico de los datos se ha utilizado el programa "TRANSECT" 2.2 (Laake *et al.* 1979, Burnham *et al.* 1980). El modelo no paramétrico basado en las series de Fourier ha resultado el estimador más adecuado para el cálculo de la densidad relativa de corzo en este estudio. Este modelo ha sido reconocido como un estimador robusto (Burnham *et al.* 1981, a partir de simulaciones), lo suficientemente general como para poder ajustar casi cualquier tipo de transecto lineal (Burnham *et al.* 1980 y 1981, Krebs 1989) y que elimina la posibilidad de que haya sesgos derivados de un deficiente diseño experimental (Gaillard *et al.* 1993c). No obstante, se han criticado su menor precisión respecto a los modelos paramétricos (Hayes y Buckland 1983), y sus limitaciones cuando se prevén movimientos de los animales durante el recorrido (Burnham *et al.* 1980). El corzo presenta desplazamientos limitados (véase el Capítulo 8), por lo que el riesgo de dobles conteos durante el muestreo se ha considerado mínimo.

Estructura de la población y parámetros reproductivos

El estudio se ha llevado a cabo entre enero de 1990 y diciembre de 1992 y ha utilizado como método de muestreo la observación directa de ejemplares (véase el Capítulo 4). Los datos utilizados en el análisis tienen su origen en dos fuentes: (1) avistamientos ocasionales, producidos de forma aleatoria durante todo el periodo de estudio y (2) aguardos simultáneos, llevados a cabo por parte de varios observadores cualificados apostados individualmente en puntos fijos de observación. Estos puntos de observación se escogieron por sus buenas condiciones de visibilidad, y estaban distribuidos cubriendo aproximadamente un tercio del área de estudio. Los aguardos se realizaron durante periodos de tres horas, al amanecer o al atardecer, con una periodicidad bimensual entre mayo de 1990 y enero de 1992.

La razón de sexos se ha expresado como el número de hembras en relación al número de machos. Se ha analizado estadísticamente la desviación de los resultados obtenidos respecto del valor teórico 1:1. En los ungulados es frecuente que la razón de sexos varíe estacionalmente como consecuencia de los cambios en la estructura social a lo largo del año (Fandos 1991), por lo que se recomienda que el muestreo abarque todo el ciclo anual (Monfort 1972, Fandos 1991).

Los índices reproductivos evaluados han sido:

Hr: Proporción de hembras reproductoras, medido como el porcentaje de hembras que se hayan en avanzado estado de gestación en la primera quincena de abril. Estimar a partir de observaciones la relación entre el número de hembras gestantes y no gestantes tiene el riesgo de que la mayor sedentarización que acompaña el estado de las primeras puede influir en su detectabilidad, por lo que es previsible un sesgo en los resultados hacia una infravaloración de las hembras gestantes. En consecuencia, este resultado debe ser interpretado como la proporción mínima de hembras que van a tener descendencia.

HSg: Proporción de hembras seguidas por crías, valor máximo observado en julio, agosto y septiembre. Permite estimar el porcentaje de hembras adultas sin descendencia (bien por que no se han reproducido o porque hayan perdido la cría en las semanas siguientes al parto; Kurt 1968, Chapman y Chapman 1971, Ellenberg 1974, Eiberle 1979, Blant 1987a).

Cpc: Número de crías por camada, estimado a partir de las crías que van siguiendo a una sola hembra en julio, agosto y septiembre.

C/Ha: Número de crías por hembra adulta, estimado a partir de las crías contadas en julio, agosto y septiembre. Esta cifra engloba la tasa de producción de crías y su supervivencia durante los primeros meses de vida (Boisaubert y Boutin 1988, Maublanc *et al.* 1991), por lo que puede considerarse como una "tasa de reproducción útil" (Blant 1987a) ó "tasa de incremento efectivo" (Andersen 1953, Pielowski y Bresinski 1982, Klein y Strandgaard 1972) en el sentido de número de jóvenes que se incorporan a la población en otoño.

Jv/Ha: Proporción de jóvenes por hembra adulta, medido en la primera quincena de abril. Sería asimilable a la "tasa de reclutamiento" de la población, es decir, sería indicativo de la cantidad de ejemplares jóvenes que se suma a la población en el momento de iniciarse la nueva estación reproductora (Fruzinski y Labudzki 1982a, Kaluzinski 1982a, Ratcliffe y Rowe 1985).

Ciclo reproductor

La asociación de comportamientos específicos a periodos concretos se ha revelado como una de las mejores formas de aproximación al estudio de la fenología reproductiva en ungulados (Leuthold 1977, Clutton-Brock *et al.* 1982). Los acontecimientos principales a delimitar en el ciclo reproductor de la especie son los periodos de celo, gestación y nacimientos.

Los datos utilizados han sido los registros descriptivos y comportamentales incluidos en las fichas de observación de ejemplares (Capítulo 4). Los criterios de interpretación de comportamientos y su asociación con etapas reproductivas concretas se han establecido de acuerdo con la información disponible sobre la especie (véase el Capítulo 3). La observación de comportamientos estrechamente ligados al periodo de celo ("correteos"² y cópulas) permiten precisar el apareamiento de la pareja observada, y un número suficientemente representativo de observaciones permiten delimitar el periodo de celo para el conjunto de la población. El estado de gestación o de lactancia en las hembras va acompañado de cambios morfológicos fácilmente detectables (desarrollo abdominal y de las mamas). Además es característico de los cérvidos el que las crías, en los días inmediatamente siguientes a su nacimiento, presenten un patrón de coloración moteado típico que pierden al cabo de una o dos semanas. Por ello, es posible relacionar el periodo de observación de estas condiciones con la época de nacimientos.

Organización social

Analizar la organización social de una población requiere una definición precisa de lo que se considera como un "grupo social". Este término hace referencia a "un conjunto de organismos que pertenecen a la misma especie, que permanecen juntos durante un periodo de tiempo y que tienen una interacción entre ellos mucho mayor que con otros organismos específicamente idénticos" (Wilson 1975, Slobodchikoff y Shields 1988). En la práctica, dentro de los ungulados se considera como un grupo a toda

² "Correteo": tras varias aproximaciones y persecuciones del macho hacia la hembra, con huídas y esperas por parte de ésta, la hembra receptiva va dejando un rastro que el macho seguirá hasta localizarla; entonces se sitúa cerca de ella y comienzan una carrera estructurada, describiendo círculos simples o en forma helicoidal, cada vez más cerrados en torno a la hembra. Estos movimientos se prolongan varios minutos hasta que, cuando la hembra está preparada, se produce la cópula.

"asociación de animales que muestran una cierta cohesión en su comportamiento y en su distribución espacial, y que está distante al menos 50 m de cualquier otra asociación de características similares" (Zejda 1978, Underwood 1982, Bideau *et al.* 1983b, Stüwe y Hendrichs 1984, Southwell 1984a, Hillman 1987, Barrette 1991, Lazo 1992).

Una de las medidas más utilizadas para medir la tendencia asociativa entre los corzos ha sido el tamaño medio de grupo (p.e. Bramley 1970, Zejda 1978, Maublanc *et al.* 1987, Gaillard *et al.* 1993c). Sin embargo, varios autores (p.e. Jarman 1974, Clutton-Brock *et al.* 1982, Southwell 1984a, Barrette 1991) critican su utilización porque consideran que la información sobre la agregación de la población resulta sesgada, al tomar en consideración la frecuencia de observación de los contactos y no la frecuencia del grupo en que se encuentra un ejemplar dado (denominada por Jarman 1974 "tamaño típico de grupo, g "). En el presente estudio se ha descrito la estructura social utilizando las dos medidas, lo que permite la comparación con trabajos anteriores y contribuye a respetar las recomendaciones citadas.

Para el análisis y exposición de resultados se han considerado exclusivamente aquellas observaciones en las que todos los componentes del grupo habían sido asignados a una de las tres categorías de edad y sexo definidas (Capítulo 4). Los tipos de grupo considerados han sido: (1) grupos compuestos exclusivamente por machos adultos (MA-MA), (2) grupos exclusivos de hembras adultas (HA-HA; pueden incluir a crías de corta edad, C), (3) grupos exclusivos de jóvenes (JV-JV), (4) grupos de machos adultos con hembras adultas (MA-HA), (5) grupos matriarcales, formados por hembras adultas con jóvenes (HA-JV) y (6) grupos mixtos con machos adultos, hembras adultas y jóvenes (MA-HA-JV). Los corzos aislados han sido considerados como individuos solitarios.

6.3.- RESULTADOS

Densidad relativa

La densidad media de corzos en la RPNG ha sido $6,8 \pm 1,9$ ej/km² (Tabla 6.1). La mayor parte de los animales contactados fueron vistos cruzando el carril o en sus bordes, y en ningún caso a distancias superiores a los 100 m (Figura 6.3). Se observaron corzos en doce de los transectos realizados (60% del total). Destaca la ausencia de

registros durante el verano (Figura 6.4). Las observaciones se produjeron mayoritariamente durante los transectos del atardecer (75% del total) frente a los del amanecer (25%). Sin embargo, a pesar de que parecen apuntarse los atardeceres como los momentos más propicios para el censo de la población, las diferencias entre ambos periodos no resultaron significativas (PROC NPAR1WAY, $n=20$, $U=1,76$, $p=0,08$).

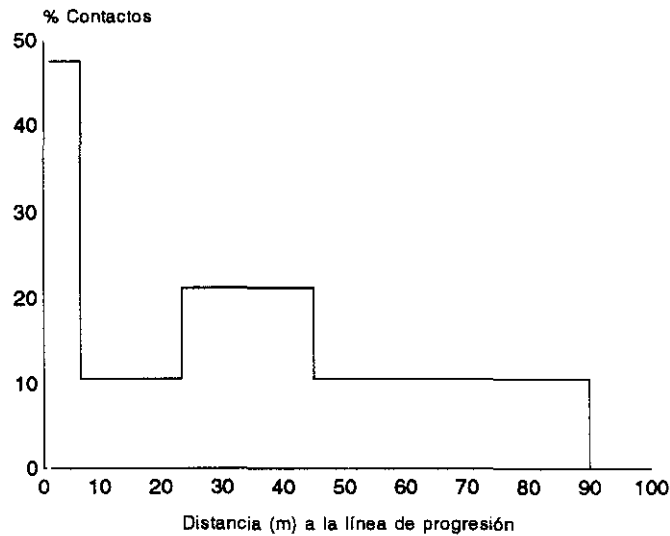


Figura 6.3.- Relación entre el porcentaje de contactos (observaciones independientes de un corzo aislado o de un grupo) mensual y la distancia perpendicular a la línea de progresión. Itinerarios de censo en la RPNG (1991).

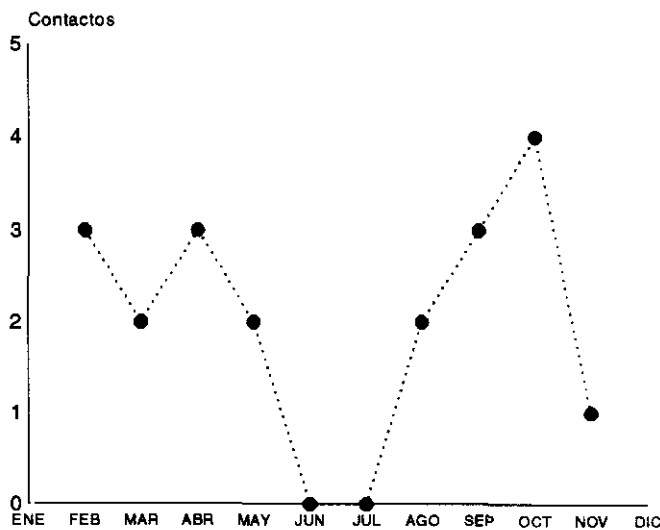


Figura 6.4.- Número de contactos/mes. Itinerarios de censo en la RPNG (1991).

Tabla 6.1.- Tamaño estimado de la población de corzos de la RPNG (1991).
Estimador: Series de Fourier (Crain et al. 1978).

Longitud total recorrida (km):	202,4 km
Nº individuos contactados:	26
Densidad media (\pm ET) anual (ej/km ²):	6,8 \pm 1,9
Intervalo de confianza 95%:	3,1 - 10,5
Número total estimado de corzos:	91 - 308

El rango de valores de densidad poblacional que presenta el corzo en la RPNG, entre cinco y nueve ejemplares por km², se encuadra dentro de lo que podríamos considerar una densidad baja/media-baja para la especie (figura 6.5).

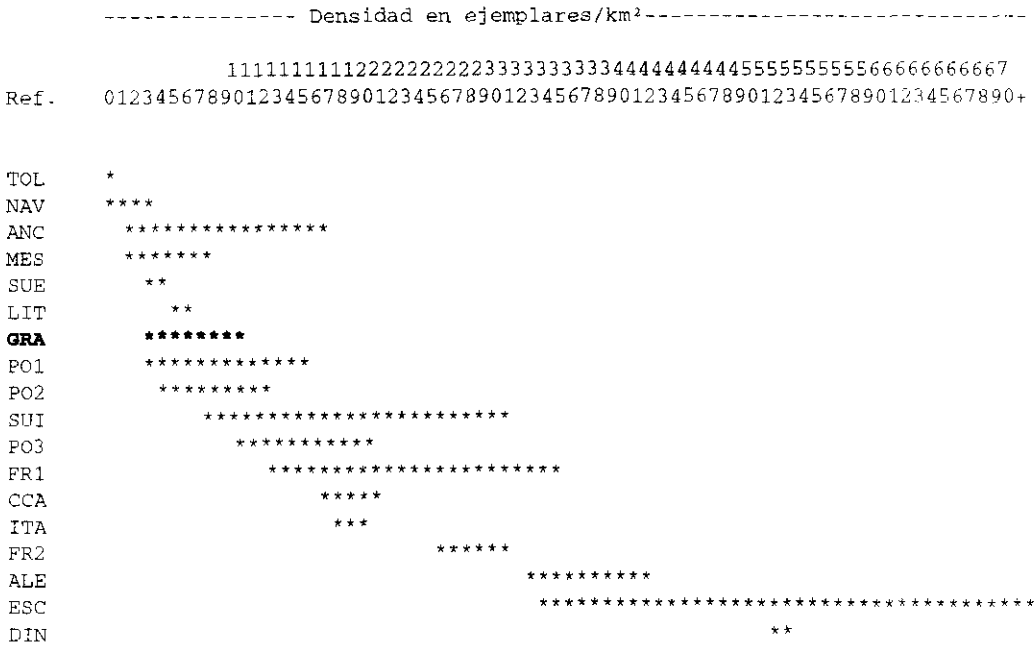


Figura 6.5.- Ubicación del rango de densidad de la población de corzo de Grazalema (GRA) en el conjunto de la especie. (TOL): Montes de Toledo, Alvarez (1988). (NAV): Navarra, Castién y Leranoz (1991). (ANC): Ancares, Lugo. Guitián y Bermejo (1987). (MES): Meseta Central, Sáez-Royuela y Tellería (1991). (SUE): Suecia, Cederlund (1983). (LIT): Lituania, Padaiga y Marma (1979). (PO1): Polonia, Pucek *et al.* 1975. (PO2) Polonia, Kaluzinski (1982a). (SUI): Turner *et al.* (1987). (PO3): Polonia, Fruzinski *et al.* (1982). (FR1): Francia, Gaillard *et al.* (1993). (CCA): Cordillera Cantábrica, Costa 1992a. (ITA): Mattioli *et al.* (1992). (FR2): Francia, Bideau *et al.* (1987). (ALE): Alemania, Reichholf (1980). (ESC): Escocia, Staines y Ratcliffe (1987). (DIN): Dinamarca, Strandgaard (1972).

Estructura de la población y parámetros reproductivos.

Se han registrado 511 observaciones de corzos (solitarios o en grupos), con un total de 736 ejemplares avistados. El esfuerzo de muestreo se ha repartido de forma similar entre las estaciones (estación I: febrero a mayo; estación II: junio a septiembre; estación III: octubre a enero. PROC NPAR1WAY, $n=511$ $H=2,58$ $gl=2$ $p=0,56$)

La estructura de la población no ha variado significativamente durante los años de estudio (PROC FREQ, $n=633$, $G=1,32$, $gl=4$, $p=0,86$, Figura 6.6), aunque se ha constatado un paulatino incremento de la fracción juvenil (25% en 1990, 27,7% en 1991 y 31,5% en 1992).

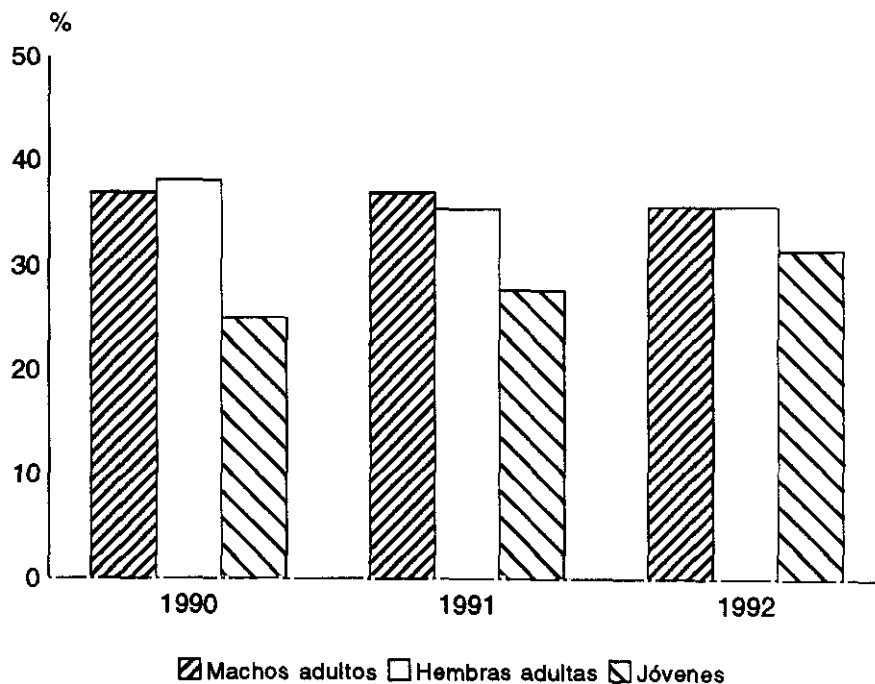


Figura 6.6.- Estructura de la población de corzo en la RPNG.

La razón de sexos (machos adultos:hembras adultas) ha oscilado en torno al valor de equilibrio 1:1 (1990: 0,96; 1991: 1,04; 1992: 0,93). No se han encontrado diferencias significativas entre los años de estudio (PROC FREQ, $n=420$, $G=0,23$, $gl=2$, $p=0,89$). En la fracción juvenil de la población (machos jóvenes:hembras jóvenes), se detectó en el año 1990 una presencia significativamente mayor de machos jóvenes (Test de exactitud de Fisher, 1990, $n=19$, $X^2=5,97$, $gl=1$, $p<0,05$) y una razón de sexos equilibrada en los años siguientes (1991: $n=112$, $X^2=0,01$, $gl=1$, $p=1,00$; 1992: $n=20$, $X^2=0,164$, $gl=1$, $p=0,89$).

Los índices reproductivos del corzo en Grazalema se han estimado con respecto a la fracción de hembras adultas (Tabla 6.2). La proporción de hembras seguidas por dos crías fue del 22,5% respecto del total de hembras solas seguida/s por cría/s, y en ningún caso se observaron más de dos crías con una sola corza. Por ello, con las reservas pertinentes, es previsible que la incidencia de partos triples en la población de estudio sea bastante baja.

Tabla 6.2.- Índices reproductivos de la población de corzos de la RPNG (1990-1992). Hr: Porcentaje de hembras adultas gestantes respecto del total de hembras adultas observadas. Hsg: porcentaje de hembras seguidas por crías. C/Ha: número de crías por hembra adulta. Cpc: número medio de corzos por camada. Jv/Ha: número medio de jóvenes por hembra adulta.

Hr	Hsg	C/Ha	Cpc	Jv/Ha
71,4	62,6	0,83	1,17	0,64

Ciclo reproductor

La dificultad para llevar a cabo una observación continuada del corzo en la RPNG, debido fundamentalmente a las características del hábitat (véase grado de bloqueo visual en el Capítulo 5), ha condicionado la obtención de registros de comportamiento. En seis ocasiones se han observado "correteos" (todos registrados entre el 19 de junio y el 17 de julio; uno en 1990 y cinco en 1991) y en un caso una cópula (el día 17/07/1991). Siempre los participantes fueron una pareja de ejemplares adultos.

En una de las ocasiones, el macho participante fue uno de los equipados con un radioemisor (M03); en este caso la pareja adulta estuvo acompañada en todo momento por una hembra joven. A pesar del bajo tamaño muestral, considerando que dichos comportamientos son signos inequívocos de que el comportamiento reproductivo se halla en su apogeo, parece adecuado situar el periodo de celo del corzo en la RPNG entre mediados de junio y mediados de julio.

El estado de gestación de las hembras se ha hecho evidente a simple vista desde los últimos días de enero, lo que de acuerdo con la información acerca del desarrollo del feto (paso de 3 cm de longitud a 20 cm en los dos meses siguientes a la implantación del embrión, Boisaubert y Boutin 1988), situaría el momento de la implantación entre finales de noviembre y diciembre.

En la primera quincena de abril, el porcentaje de hembras gestantes supera el 70% de las avistadas (Tabla 6.2), mientras que un mes más tarde este porcentaje ha descendido al 11% y coincide con un tercio de hembras adultas que presentan signos evidentes de haber parido y/o estar criando. La realización de una necropsia a una hembra adulta encontrada muerta el día 15 de abril de 1993 en el área de estudio reveló que portaba dos fetos completamente desarrollados.

Los primeros avistamientos de crías se producen durante el mes de abril (para 1989: 25 de abril; para 1990: 22 de abril; para 1991: 10 abril) y se generalizan durante los meses de mayo y junio (Figura 6.7), situándose el pico de observaciones en la primera quincena de mayo. En todos los casos para el mes de abril, la cría fue encontrada tumbada y oculta entre la vegetación, mientras que las observaciones de mayo y junio correspondieron mayoritariamente a crías que estaban siguiendo a sus madres. Estas evidencias permiten situar la época de partos en Grazalema entre los meses de abril y mayo, encontrándose probablemente su punto álgido en torno a la cuarta semana de abril. No parecen apreciarse diferencias entre los años de estudio, si bien profundizar en esta cuestión requeriría disponer de un tamaño muestral superior. Como síntesis de los resultados obtenidos, se ha elaborado un esquema del ciclo reproductor del corzo en la Sierra de Grazalema.

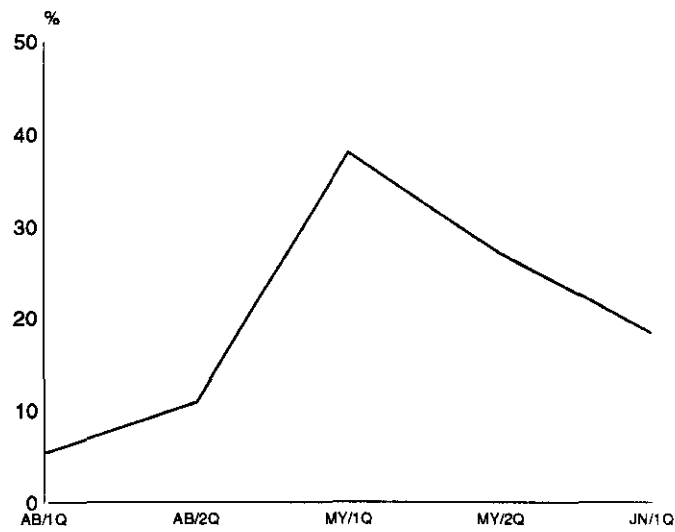


Figura 6.7.- Distribución (quincenal y acumulativa) de los avistamientos de crías con pelaje moteado entre los meses de abril y junio en la RPNG.

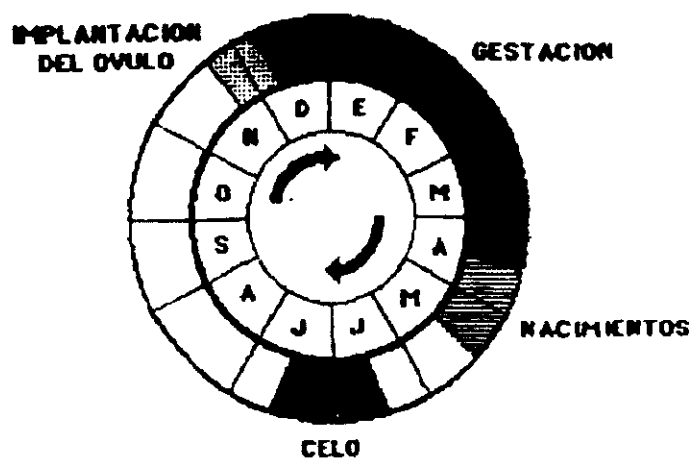


Figura 6.8.- Ciclo reproductor del corzo en Grazalema.

Organización social

No se han encontrado diferencias significativas en el tamaño de grupo entre los tres años de toma de datos (PROC NPAR1WAY, $n=736$ $H=1,39$ $gl=2$, $p=0,86$), por lo que se han agrupado los datos para su análisis.

La mayor parte de las observaciones han correspondido a ejemplares aislados (66,7%), habiéndose registrado también grupos de dos (23,3%), tres (9,2%) y cuatro ejemplares (0,8%). El tamaño medio de grupo ha sido de $1,50 \pm 0,78$ ejemplares y el tamaño típico de grupo, $1,77 \pm 0,42$ ejemplares. El 46,3% de los ejemplares fueron vistos aislados. Los ejemplares agrupados lo estaban mayoritariamente en parejas (60,3% de los agrupados), frente a tríos (35,7%) y cuartetos (4,1%). No se han observado agregaciones superiores a los cuatro ejemplares.

La frecuencia de observación de las clases de tamaño de grupo ha variado estacionalmente (PROC FREQ, $n=511$, $G=34,30$, $gl=4$, $p<0,001$; las observaciones de cuatro ejemplares se incluyeron en los tríos con el objeto de respetar la regla de Cochran, Zar 1984). Durante el intervalo de octubre a enero, disminuyen significativamente las observaciones de ejemplares solitarios y se incrementa el número de parejas y tríos (Tabla 6.3). A partir de febrero, los grupos se van desmembrando y de nuevo predominan los avistamientos de ejemplares solitarios.

Tabla 6.3.- Frecuencia (en porcentaje) de tamaños de grupo por estación. Se indica asimismo el tamaño medio de grupo (\bar{x}) y el tamaño típico de grupo (g). TG1: solitarios. TG2: grupos de dos ejemplares. TG3/4: grupos de tres o cuatro ejemplares. Estaciones: I: febrero a mayo. II: junio a septiembre. III: octubre a enero. (*): frecuencia observada superior a la esperada ($p<0,05$). (-): frecuencia observada inferior a la esperada ($p<0,05$).

	Estación I	Estación II	Estación III
TG1	71,2	73,9	43,4 ⁻
TG2	22,9	17,6	34,3 ⁺
TG3/4	5,9	8,5	22,2 ⁺
\bar{x} :	$1,35 \pm 0,04$	$1,35 \pm 0,05$	$1,80 \pm 0,08$
g :	$1,62 \pm 0,04$	$1,64 \pm 0,05$	$1,85 \pm 0,06$

El análisis comparado del número de ejemplares solitarios frente a los agrupados revela la existencia de variaciones estacionales ($n=736$, $G=49,84$, $gl=2$, $p<0,001$. Figura 6.9), revela porcentajes similares de ejemplares solitarios durante la estación I (52,5%) y II (54,9%) y un significativo descenso durante la III (24%). Para ambos sexos, el porcentaje de individuos solitarios varía estacionalmente (Machos: $G=24,27$ $gl=2$ $p<0,0001$; Hembras: $G=9,64$ $gl=2$ $p<0,01$. Tabla 6.4)

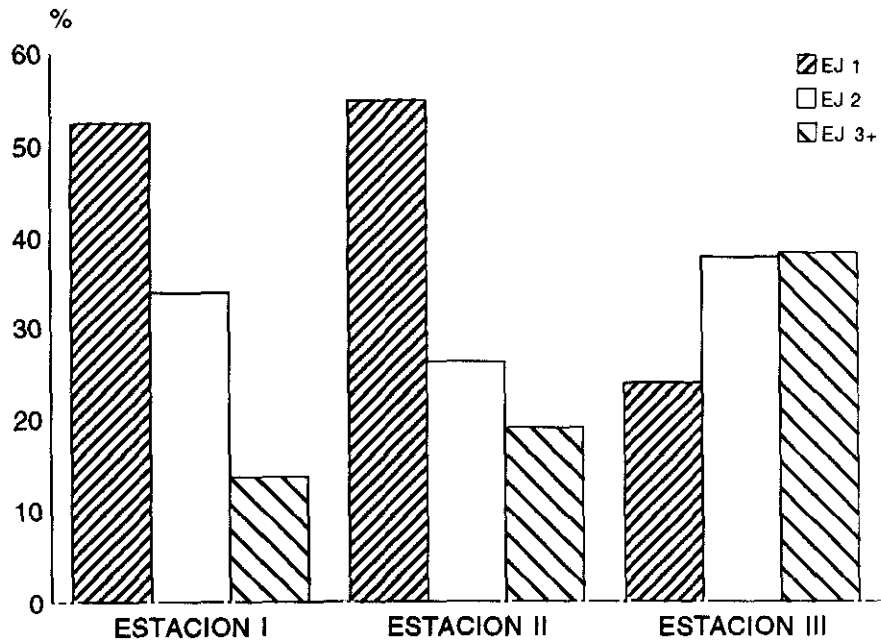


Figura 6.9.- Proporción estacional de ejemplares solitarios (EJ1), en grupos de dos (EJ2) y en grupos de tres o cuatro (EJ3/4).

El máximo agrupamiento ha tenido lugar durante el otoño-invierno. La tendencia gregaria ha sido diferente entre los sexos. Los machos adultos viven de forma más solitaria que las hembras adultas en todas las estaciones (razón de sexos en los solitarios superior a 1 en todas las estaciones. Tabla 6.4), y preferentemente durante la estación II.

Tabla 6.4.- Porcentaje de ejemplares adultos solitarios para cada clase de sexo. Rs: relación machos/hembras para el conjunto de ejemplares adultos solitarios (estandarizada a una razón de sexos 1:1 en el conjunto de la población). Estaciones: I: febrero a mayo. II: junio a septiembre. III: octubre a enero. (+): frecuencia observada superior a la esperada ($p < 0,05$). (-): frecuencia observada inferior a la esperada ($p < 0,05$).

	n	SOLITARIOS			AGRUPADOS		
		I	II	III	I	II	III
Machos	206	56,2	80,6 ⁺	32,4 ⁻	43,8	19,4 ⁻	67,6 ⁺
Hembras	214	48,9	40,0	23,6 ⁻	51,1	60,0	76,4 ⁺
Rs:		1,14	2,02	1,37			

En relación a la composición de los grupos, se ha comprobado que hay diferencias estacionales entre las frecuencias de cada tipo (PROC FREQ, $n=145$, $G=24,973$ $gl=10$, $p < 0,01$. Tabla 6.5). En conjunto, han predominado los grupos matriarcales HA-JV (42,1%), seguidos de las mixtos con o sin juveniles (MA-HA: 26,9%; MA-HA-JV: 14,5%). Las menores frecuencias de representación han correspondido a los grupos de ejemplares de la misma categoría (MA-MA: 6,2%; HA-HA: 4,8 %; JV-JV: 5,5%. Figura 6.10).

Tabla 6.5. - Frecuencia estacional de los tipos de grupo según su composición. Datos en porcentajes del total. Estaciones: I: febrero-mayo, II: junio-septiembre, III: octubre-enero. MA-MA: grupos compuestos por dos o más machos adultos. HA-HA: dos o más hembras adultas. JV-JV: dos o más jóvenes. MA-HA: machos adultos y hembras adultas. HA-JV: hembras adultas y jóvenes. MA-HA-JV: todas las clases de edad y sexo.

	Estación I	Estación II	Estación III
MA-MA	12,5	2,7	0,0
HA-HA	3,1	10,8	2,3
JV-JV	7,8	5,4	2,3
MA-HA	32,8	24,3	20,5
HA-JV	31,2	51,4	50,0
MA-HA-JV	12,5	5,4	25,0

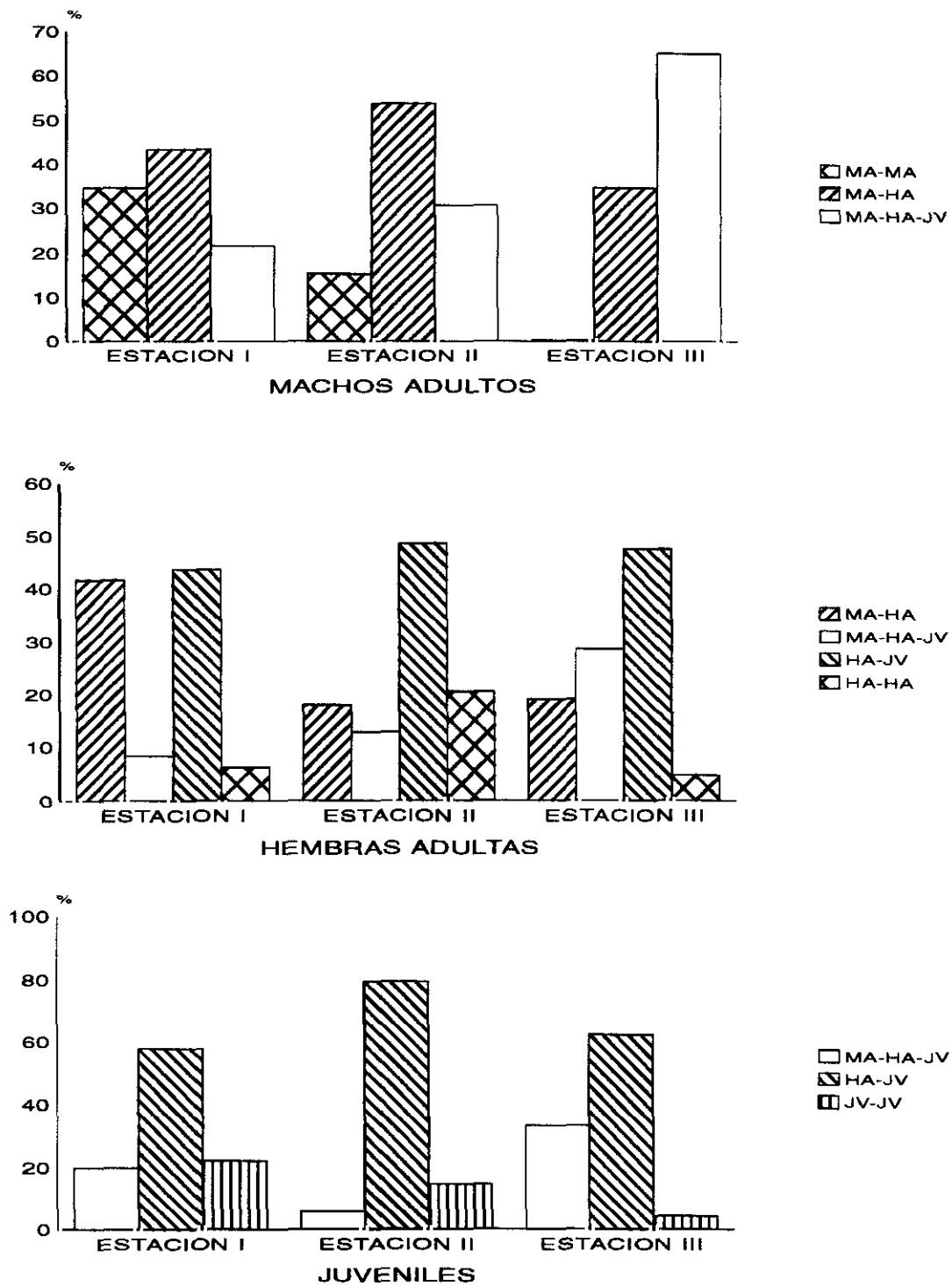


Figura 6.10.- Distribución estacional de la contribución de cada categoría (%) a las asociaciones consideradas. Estación I: febrero a mayo; estación II: junio a septiembre; estación III: octubre a enero.

6.4.- DISCUSION

El corzo es una especie que presenta dificultades para ser censada (Dzieciolowski 1976a y b, Staines y Ratcliffe 1987, Cederlund 1993, Gaillard *et al.* 1993) tanto por razones técnicas y metodológicas (Hoffmann 1974, Fruzinski *et al.* 1983, Gaillard *et al.* 1993c) como por las derivadas de su carácter fundamentalmente forestal (Andersen 1961 y 1962, Strandgaard 1972, Pedrolí *et al.* 1981, Gaillard *et al.* 1986, Boisaubert y Boutin 1988, Vincent *et al.* 1991) y de sus hábitos crípticos con el medio (Gaillard *et al.* 1993c).

La aplicación del transecto lineal en Grazalema ha confirmado la necesidad de realizar un importante esfuerzo de muestreo para obtener resultados aceptables. Las opiniones acerca de la idoneidad de este método para el censo en medios forestales son contradictorias, lo que demanda nuevos estudios de su aplicación. Quienes han criticado la operatividad del método, han basado sus críticas en la complejidad del relieve y la espesa cobertura vegetal (Gutián y Bermejo 1987) o en los bajos niveles poblacionales y en su concreta localización (Alvarez 1988). No hay que olvidar tampoco que el comportamiento del animal viene a dificultar aún más su puesta en práctica (Alvarez 1988, Fandos *et al.* 1990, Gaillard *et al.* 1993c), lo que en definitiva se traduce en la necesidad de incrementar el esfuerzo de muestreo (Fandos *et al.* 1990, Gaillard *et al.* 1993c) para obtener resultados satisfactorios tanto en situaciones de baja densidad poblacional (véase Fandos *et al.* 1990) como en media y alta (véase Gaillard *et al.* 1993c). Se han sugerido 60-80 contactos como un número aceptable para asegurar la calidad de las estimaciones (Burham *et al.* 1980). Sin embargo, autores como Gaillard *et al.* (1993c) han trabajado con 20 para el caso concreto del corzo. Otras condiciones apuntadas para una aplicación satisfactoria del método señalan su idoneidad para áreas de estudio no muy grandes y la conveniencia de abarcar completamente el territorio (Gaillard *et al.* 1993c).

En nuestro caso, la detectabilidad de los animales ha sido máxima al inicio de la primavera y del otoño, situación que coincide con la registrada en otras poblaciones (p.e. Blant 1987a y b, Gaillard 1988, Zejda *et al.* 1991, Costa 1992a). El verano se ha revelado como una época especialmente desaconsejable para llevar a cabo la estimación de la abundancia poblacional, lo cual podría relacionarse con las condiciones climáticas existentes en este periodo y la consiguiente disminución en la actividad de los individuos (véase el Capítulo 7). En cuanto al momento del día más propicio para realizar los

censos, nuestros resultados han señalado el atardecer como el más idóneo, si bien sería necesario profundizar en esta cuestión.

La densidad relativa registrada en la RPNG se sitúa en la gama baja con respecto a las poblaciones centroeuropeas que ocupan pequeños bosquetes rodeados de cultivos, pero destaca entre las restantes poblaciones de ecosistemas mediterráneos meridionales como una de las más altas. Como se ha indicado en la introducción, la baja densidad de población de corzo en el centro y sur de la Península Ibérica en relación con la existente en el resto de Europa puede ser explicada en función de la productividad del medio mediterráneo, en el que el régimen de lluvias actúa como factor limitante de la actividad vegetativa (Mooney 1981, en Sáez-Royuela y Tellería 1991) y consecuentemente sobre la capacidad de carga para muchas especies de herbívoros.

Las razones de la mayor abundancia poblacional de corzo en Grazalema frente a otras áreas meridionales ibéricas podrían ser explicadas por los factores apuntados por Delibes Senna *et al.* 1991: (1) la débil perturbación derivada de la actividad humana sobre esta población, manifestada principalmente por la ausencia de actividad cinegética; (2) una baja presión de predación y (3) baja presión de competencia interespecífica. Se ha comprobado que donde estos factores, de forma individual o colectiva, tienen una incidencia notable, las densidades son la cuarta parte de las encontradas en la RPNG (Delibes Senna *et al.* 1991, Braza *et al.* 1994a), por lo que sería necesario evaluar su incidencia sobre la población de Grazalema. Un cuarto factor a considerar sería el microclima: en un marco general de sequía estival como época crítica para la población, es evidente el atractivo de estos enclaves montañosos que mantienen niveles elevados de humedad ambiental a lo largo de todo el año, lo que explicaría una mayor concentración de ejemplares en este área. Esta circunstancia apoya la hipótesis de que en la Península Ibérica las especies de óptimo centroeuropeo o eurosiberiano se acuartelen en las áreas montañosas con elevadas precipitaciones en detrimento de las áreas circundantes más xerófilas (Mañéz *et al.* 1983 en Sáez-Royuela y Tellería 1991, Sáez-Royuela y Tellería 1984).

Ante la ausencia de caza en Grazalema, era previsible que la razón de sexos de la población de corzos no se alejara significativamente del valor 1:1, que se asume caracteriza a las poblaciones naturales en un cierto equilibrio dinámico, como así se ha constatado. Coincidimos con Fandos (1991) en que las oscilaciones observadas en las proporciones de machos y hembras adultos a lo largo del trienio de estudio pueden responder más a efectos derivados del método y tamaño muestral que a la incidencia de

factores ecológicos o a la actuación de mecanismos intrapoblacionales. Sin embargo, sí parecen estar actuando éstos en la razón de sexos entre los juveniles. En la primavera de 1990 se detectó un notable desequilibrio de la razón de sexos en la fracción juvenil de la población, sesgada hacia la mayor presencia de machos jóvenes frente a hembras jóvenes en una proporción de dos a uno. Considerando las circunstancias climáticas que acontecieron en la Sierra de Grazalema durante el otoño e invierno de 1989/90, con lluvias excepcionalmente intensas, parece coherente suponer que la inusual severidad de aquel factor climático pudo ser la causa de una excesiva mortalidad juvenil, cuya incidencia se hubiera manifestado de forma mucho más acusada entre las hembras jóvenes que entre los machos jóvenes. Este planteamiento, que apoya la estrecha relación entre condiciones climáticas y mortalidad juvenil (véase Cederlund 1982), difiere sin embargo del fenómeno similar registrado en Polonia durante el riguroso invierno de 1978/79 (Fruzinski y Labudzki 1982b) en que la mayor incidencia de la mortalidad juvenil la sufrieron allí los varetos y no las hembras jóvenes. La recuperación del equilibrio entre los sexos durante la estación reproductora siguiente podría atribuirse a la activación de mecanismos intrapoblacionales tendentes a reequilibrar la razón de sexos de la población, mecanismos cuya existencia sí se ha comprobado en otras poblaciones de cérvidos (p.e. Clutton-Brock *et al.* 1982, Clutton-Brock y Albon 1989) pero todavía no de forma fehaciente en el corzo (consultése Gaillard *et al.* 1993b).

El estudio de los parámetros reproductivos ha puesto de relieve que en Grazalema se produce una disminución del potencial reproductivo con respecto a los valores registrados en las poblaciones centroeuropeas: la cuarta parte de las hembras adultas observadas en la RPNG durante la primavera no presentaban indicios de gestación, la frecuencia de corcinos por camada ha sido una de las más bajas detectadas en la especie (consúltense p.e. Andersen 1953, Borg 1970, Chapman y Chapman 1971, Strandgaard 1972, Ellenberg 1978, Frúzinski y Labudzki 1982a, Kaluzinski 1982a, Cederlund y Lindstrom 1983, Albaret 1987, Blant 1987a, Boutin *et al.* 1987) y el promedio de crías por hembra reproductora al final del verano es inferior en Grazalema al valor obtenido en otras poblaciones europeas (Fruzinski y Labudzki 1982a, Kaluzinski 1982a, Blant 1987a, Costa 1992a). En cuanto a la proporción de juveniles en la población, aunque se ha ido incrementando durante los años de estudio, se mantiene por debajo de lo observado en otras poblaciones en condiciones naturales y no cazadas, en las cuales y bajo circunstancias normales siempre supera el 40% (p.e. Strandgaard 1972, Frúzinski y Labudzki 1982a, Dzieciolowski 1979, Ratcliffe y Mayle 1992).

Esta situación adquiere relevancia si se considera que algunos estudios revelan que las poblaciones de corzos son aproximadamente tres veces más sensibles a su potencial de reproducción (fecundidad, proporción de reproductores y tasa de supervivencia juvenil) que a su potencial de mantenimiento (tasa de supervivencia adulta), lo que centra prácticamente la cuestión del estado y viabilidad de la población en su potencial de reproducción (Delorme *et al.* 1988, Gaillard 1988, Gaillard *et al.* 1993a).

Este hecho puede ser explicado en función de diversos factores: (1) que se trate de una población vieja y por tanto que la pérdida de potencial reproductivo esté relacionada con la edad; (2) la posible influencia de una tasa importante de parasitismo, que conllevaría niveles de enfermedad elevados; (3) un clima adverso (en principio fundamentalmente durante el verano); (4) una calidad ambiental subóptima con respecto a los requerimientos de la especie, que podría dar a lugar a desajustes de diverso tipo, incluyendo los niveles de fertilidad.

Aunque se ha comprobado en las poblaciones eurosiberianas de corzo que la capacidad reproductiva de las hembras no disminuye con la edad (Blant 1987a, Boisaubert y Boutin 1988, Ratcliffe y Mayle 1992, Gaillard *et al.* 1993b), el haberse detectado en Grazalema un porcentaje notable de hembras que no parecen haberse reproducido plantea la necesidad de investigar si esa situación es válida también en los ecosistemas mediterráneos.

La capacidad de concebir en las hembras está relacionada no sólo con la edad, sino también con el peso corporal. Por debajo de un determinado umbral de peso, la hembra no ovula. Esto aparece como un fenómeno muy extendido, y ha sido registrado para corzo, gamo, ciervo común y ciervo de cola blanca (Staines 1978, Teer 1984, Ratcliffe y Rowe 1985). La pérdida de peso corporal suele ser consecuencia de un debilitamiento corporal por enfermedades, parasitismo y/o deficiencias en la alimentación.

En los corzos gaditanos se han encontrado indicios coprológicos de un elevado grado de parasitismo, con grados medios a intensos de infestaciones tanto gastro-intestinales como respiratorias (León *et al.* 1994). La pasteurelosis es el proceso infeccioso detectado con más asiduidad (36,7%) y su incidencia es superior a la hallada en otras poblaciones (10% en Francia y 6.4 % en Alemania; datos en León *et al.* 1994). La alta prevalencia de pasteurelosis en los corzos gaditanos se ha explicado por tres

factores: clima cálido y elevada humedad ambiental durante gran parte del año, altos niveles poblacionales de ciervo y presencia de ganado doméstico compartiendo hábitat con el corzo (León *et al.* 1994). Ante la ausencia de ganado y ciervo en la RPNG, cabría atribuir la posible incidencia de la enfermedad a las condiciones climáticas. Junto a la posible mortandad de crías de corzo a causa de la pasteurelosis, los abortos probablemente también contribuyan a la reducción de la población juvenil. Diversos agentes infecciosos como *Chlamydia*, *Leptospira* y *Brucella* pueden provocar abortos en las corzas de Cádiz. Esta mayor carga parasitaria podría explicarse por una peor condición física en las hembras de Grazalema respecto a otras poblaciones centroeuropeas, consecuencia de conjugar la disminución en la calidad trófica del alimento durante el verano, característica de los ecosistemas mediterráneos, con el aumento de los requerimientos energéticos asociados a la crianza.

Los resultados obtenidos en nuestro estudio indican que la pérdida de potencial reproductivo en Grazalema es consecuencia en mayor medida de una baja tasa de nacimientos que de una elevada mortalidad juvenil. La estimación indirecta de la mortalidad juvenil invernal en Grazalema (en torno al 20%) es similar a la obtenida por Costa (1992a) en las reservas de caza cantábricas y se sitúa en el extremo inferior del rango calculado para la especie en Europa (entre el 20%-56%, referencias en Blant 1987a; 20%-74%, referencias en Costa 1992a), correspondiendo los valores inferiores del rango a poblaciones que ocupan áreas protegidas y los superiores a poblaciones explotadas cinegéticamente o situadas en enclaves muy humanizados. En consecuencia, la mortalidad invernal no parece ser tan determinante en Grazalema sobre la fracción juvenil de la población como en poblaciones más septentrionales (p.e. Cederlund y Lindstrom 1983, Fruzinski y Labudzki 1982), aún cuando condiciones climáticas excepcionalmente adversas durante el invierno también pudieran disminuir las probabilidades de supervivencia juvenil. Sin embargo, sí se manifiesta con rigor una pérdida reproductiva en verano. Esto apunta a que sería el verano en mayor medida que el invierno la principal estación condicionante en la reproducción del corzo en Grazalema.

Si consideramos las condiciones bajo las que se encuentra el corzo en Grazalema (ausencia de actividad cinegética; baja tasa de predadores y competidores; media-baja densidad de población), parece adecuado, a la espera de futuras investigaciones que profundicen en esta cuestión, relacionar en principio la pérdida de potencial reproductivo observada como una consecuencia de la adaptación de la especie a las características ecológicas de este ecosistema mediterráneo, claramente diferentes a las que soporta la

especie en la mayor parte de su área de distribución. En medio mediterráneo, las crías deben afrontar con apenas tres meses el periodo crítico del año, en un estado de desarrollo corporal bastante más inmaduro que si hicieran frente al invierno centroeuropeo. Esto puede explicar que el número de crías por hembra sea más bajo. También el verano, actuando como un periodo crítico, podría explicar la menor frecuencia de partos múltiples en esta población, en relación con el gasto energético que los adultos deben invertir en el desarrollo de las crías. Sin embargo, el hecho de que la pérdida de crías a jóvenes sea bastante menor de lo observado en otras zonas (p.e. Fruzinski y Labudzki 1982a) puede ser indicativo de que, aunque nazcan menos crías, la viabilidad de las que sobreviven al verano es comparativamente alta. Esta interpretación es consecuente con las numerosas evidencias que relacionan las estrategias reproductivas de los cérvidos con el hábitat; revisiones en Clutton-Brock y Harvey 1978a y b, Clutton-Brock *et al.* 1982, Bunnell 1987).

La comparación del ciclo reproductor del corzo en la RPNG con el que presenta la especie en otras áreas (Alemania, Ellenberg 1978; Francia: Vincent *et al.* 1983, Boisaubert y Boutin 1988, Gaillard *et al.* 1993b. Suecia: Cederlund 1981 y 1983; Dinamarca: Jeppensen 1989. Cordillera cantábrica Costa 1992a) permite deducir que en la sierra gaditana está adelantado aproximadamente un mes con respecto al resto de las poblaciones europeas, incluidas las cantábricas. Este dato refuerza el argumento del desarrollo en la población de una estrategia reproductiva particular. Se ha comprobado en numerosas ocasiones que, en los cérvidos que habitan en áreas templadas, el ciclo reproductor está ligado a cambios en relación con el fotoperiodo, el régimen de lluvias o la temperatura (véase Putman 1988). Para los otros cérvidos autóctonos del sur de la Península Ibérica también se han puesto de manifiesto estos adelantamientos de la época de nacimientos y del celo respecto a poblaciones septentrionales que habitan otros medios (ciervo: Soriguer *et al.* 1994a; gamo: Braza *et al.* 1986 y 1990). La explicación fisiológica a este hecho podría ser que la maduración reproductora de las hembras en la Región mediterránea se adelanta respecto a la eurosiberiana. El periodo invernal es más suave en la primera, por lo que el gasto energético invernal debe ser menor y en consecuencia se puede alcanzar la condición física adecuada para la reproducción más rápidamente.

El desfase en el ciclo reproductor en los cérvidos mediterráneos se puede interpretar como una estrategia reproductora adaptativa. El objetivo perseguido sería "ganar tiempo" de cara a la llegada del periodo crítico de la especie, que en el ecosistema mediterráneo es el verano y debe afrontarse en un menor estado de desarrollo

de la cría (3 meses), frente a un desarrollo corporal de 6-7 meses con el que los corzinos de la región eurosiberiana afrontan el invierno, periodo limitante en dicha área. El adelantamiento de los nacimientos de las crías de corzo en Cádiz permitiría aprovechar el momento de mayor crecimiento vegetativo de las plantas leñosas, componente fundamental de la dieta de la población (véase el Capítulo 5).

Es conocido el hecho de que los ungulados desarrollan tendencias gregarias con el incremento en el hábitat abierto (Walther 1972, Alexander 1974, Franklin *et al.* 1975, Hirth 1977, Leuthold 1977, Evans 1979, Jarman y Jarman 1979, Schaal 1982), por lo que resulta lógico que las poblaciones de corzo que ocupan medios forestales manifiesten siempre menores grados de gregarismo que en agrocenosis (p.e. Bramley 1970, Zejda 1978, Maublanc *et al.* 1987, Cibien *et al.* 1989a Zejda 1978, Bresinski 1982, Bideau *et al.* 1983b, Johnson 1984, Stüwe y Hendrichs 1984, Maublanc *et al.* 1985 y 1987, Mrlik 1991, Costa 1992a).).

Sin embargo, la población de corzo de la RPNG ha presentado el grado de gregarismo más bajo entre las poblaciones estudiadas, incluso para medios forestales (Bramley 1970, Bresinski 1982, Bideau *et al.* 1983b, Johnson 1984, Stüwe y Hendrichs 1984, Maublanc *et al.* 1985 y 1987, Costa 1992a). Tan sólo se encuentran valores similares al encontrado en la RPNG (46,3% ejemplares aislados frente a 53,7% agrupados; Tamaño típico de grupo, $g=1,77$; rango de los tamaños de grupo: 2-4) en sendas poblaciones forestales de la Cordillera Cantábrica (43,8 aislados vs. 56,2% agrupados; $g=1,97$; $r=2-8$. Costa 1992a) y de Polonia (42,7% vs. 57,3%; $g=2,06$; $r=2-12$. Dzieciolowski 1979).

La causa del bajo grado de gregarismo observado en Grazalema frente a otras poblaciones forestales podría estar relacionada con los bajos valores reproductivos registrados, en concreto en la baja proporción de jóvenes, principales responsables del aumento en el tamaño de grupo (Costa, 1992a). Otra explicación alternativa puede ser la densidad poblacional relativamente baja, ya que el tamaño de grupo es un reflejo de la misma (Barrette 1991, Vincent y Bideau 1992), debido a las condiciones climáticas y geográficas ya mencionadas anteriormente. Puede apuntarse otro argumento que lo relacionaría con un comportamiento de evitación social entre los ejemplares, en relación con una mayor competencia intraespecífica que podría estar incidiendo sobre esta población.

La variación estacional de la estructura gregaria en la población de corzos de Grazalema es concordante con las tendencias observadas en otras poblaciones (p.e. Bideau *et al.* 1983b; Maublanc *et al.* 1987) y se considera un rasgo específico del comportamiento social de la especie: máximo aislamiento en primavera y verano, y reagrupamiento en unidades mayores durante el otoño-invierno. Esta similitud con otras poblaciones europeas se hace extensible a las tendencias detectadas en la composición cualitativa de los grupos. Asimismo, los resultados obtenidos sobre el gregarismo de los machos adultos, que viven de forma más solitaria que las hembras adultas en todas las estaciones, están en relación con la tendencia general observada en la especie (p.e. Bideau *et al.* 1983b).

La segunda particularidad detectada en Grazalema es que el tamaño de grupo máximo observado, 4 ejemplares, es muy inferior al observado en las restantes poblaciones (p.e. Zejda 1978, Bresinski 1982, Bideau *et al.* 1983b, Johnson 1984, Stüwe y Hendrichs 1984, Maublanc *et al.* 1985 y 1987, Costa 1992a). El número de miembros que contiene un grupo depende del grado de apertura del hábitat, de las presiones de depredación y de la disponibilidad y la distribución de los recursos (Jarman 1974, Alexander 1974, Leuthold 1977, Berger 1978). En concreto para las poblaciones forestales de corzo, el agrupamiento de los ejemplares durante los meses invernales parece una respuesta ante la modificación en la disponibilidad de recursos, debido al descenso del valor refugio y disminución en la calidad y cantidad de las fuentes de alimento (p.e. Bideau *et al.* 1983b). Por comparación con las otras poblaciones que ocupan hábitats forestales (p.e. en la Cordillera Cantábrica, Costa 1992a; en Francia, Bideau *et al.* 1983b; en Polonia, Dzieciolowski 1979), donde predominan las caducifolias, la gran mayoría de las especies vegetales de Grazalema son perennifolias, con lo que al no perder la hoja no hay tanta disminución del valor refugio. Por otra parte, no hay presión de predación comparable, por ejemplo, a la de la Cordillera Cantábrica, donde el corzo es una de las presas principales del lobo (Vila, *com. pers.*), carnívoro ausente de Grazalema. Por último, la esporádica presencia de nieve queda restringida a las cumbres de la sierra, por lo que cabe esperar que este factor no afecte a la disponibilidad de alimento para la población de corzo.

6.5.- CONCLUSIONES

- 1.- La aplicación del método del transecto lineal al censo de la población de corzo de la RPNG ha confirmado la necesidad de realizar un importante esfuerzo de muestreo para obtener resultados satisfactorios.
- 2.- El verano, estación crítica desde el punto de vista climático en los ecosistemas mediterráneos, es un periodo desaconsejable para la realización de censos poblacionales mediante el método del transecto lineal.
- 3.- La densidad media de corzo registrada en la RPNG ($6,8 \pm 1,9$ ejemplares/km²) se enmarca en un nivel bajo en el conjunto de las descritas para otras poblaciones europeas, pero es una de las más altas entre las referencias de las poblaciones mediterráneas ibéricas.
- 4.- La razón de sexos no se diferencia de forma estadísticamente significativa de la relación 1:1, considerada normal y equilibrada para las poblaciones de grandes mamíferos en ausencia de intervención humana directa por caza selectiva hacia uno de los sexos.
- 5.- En general, los índices reproductivos tienen valores bajos para el conjunto de la especie, lo que puede ser indicativo de una pérdida de potencial reproductivo en la población de Grazalema.
- 6.- La incidencia de partos múltiples parece escasa (uno doble por cada cuatro sencillos), y parece descartarse la posibilidad de partos triples.
- 7.- El ciclo reproductor de la especie en Grazalema está adelantado aproximadamente un mes respecto a otras poblaciones, lo que puede ser interpretado como una respuesta al hecho de que el verano sea la época crítica para la especie en los ecosistemas mediterráneos meridionales.
- 8.- La población de corzos de Grazalema presenta el grado de gregarismo más bajo encontrado hasta la fecha para la especie.

9.- La variación estacional de las tendencias gregarias ha sido similar en Grazalema a la descrita para la mayoría de las poblaciones de la especie. También ha coincidido en el hecho de que la tendencia al aislamiento sea mayor en los machos que en las hembras en todas las estaciones.

10.- La composición de los grupos ha mostrado unas asociaciones semejantes a las descritas para otras poblaciones. Predominan los grupos matriarcales (hembra con juveniles) durante todo el año, si bien son también frecuentes las parejas en el periodo febrero-mayo.

CAPITULO 7. AREAS DE CAMPEO Y ORGANIZACION ESPACIAL

7.1.- INTRODUCCION

El concepto de área de campeo fue definido originalmente por Burt (1943) como "el espacio a través del cual un animal se desplaza para obtener alimento y poder reproducirse". Posteriormente, varios autores fueron completando y/o matizando la definición original (p.e. Mohr 1947, Hayne 1949a, Jewell 1966, Brown y Orians 1970, Kenward 1987, White y Garrot 1990), en particular en el sentido de que el área de campeo no hace referencia a todo el área que un animal recorre durante su vida, sino al espacio donde normalmente se mueve, incluyendo la información acerca de cómo se utiliza ese área. En la actualidad, se define como "el área, más o menos restringida, en la cual el animal se mueve en el curso de sus actividades normales" (Harris *et al.* 1990), o en términos probabilísticos, "el área donde la probabilidad de encontrar al animal es superior a cero" (Ford 1983), excluyendo de la consideración de "área de campeo" las excursiones esporádicas fuera del área habitual (White y Garrot 1990, Harris *et al.* 1990).

Aunque persisten ciertas controversias en cuanto a qué determina el área de campeo en los mamíferos (consúltense Davies y Krebs 1978, Greenwood y Swingland 1984, Lindstedt *et al.* 1986, Swihart *et al.* 1988), parece haber una concordancia general en que está relacionada sobre todo con el nicho trófico, el tamaño corporal, los requerimientos de energía de la especie y la capacidad de carga del medio (McNab 1963, Harestad y Bunnell 1979, Eisenberg 1981, Mace y Harvey 1983). Cabe esperar que el tamaño del área de campeo esté relacionado de forma inversa con la disponibilidad de alimento (consúltense Schoener 1981 y Ford 1983) y no es probable que sea mucho mayor que el área mínima necesaria para proveer los recursos "llave" (Mace *et al.* 1983). Por otra parte, y de acuerdo con la "ley del mínimo esfuerzo" (ver Geist 1982), que predice que el deambuleo por el área de campeo estará inversamente relacionado con la abundancia de forraje, cabría esperar que las áreas de campeo mostraran un patrón de variación estacional en su tamaño que fuera fiel reflejo de la variación en la disponibilidad de energía utilizable.

Factores endógenos, como el sistema de apareamiento, la densidad poblacional y el comportamiento social, y exógenos como el tipo de hábitat, la estacionalidad, el clima, la topografía, la distribución y disponibilidad del alimento, las condiciones de refugio y las perturbaciones (presiones de competencia, predación y de actividad humana) pueden intervenir en la definición concreta (ubicación, tamaño y utilización)

del área de campeo en los mamíferos; además, ésta puede verse influida a nivel individual por el estatus social, sexo y edad de cada ejemplar (p.e. Burt 1943, Jewell 1966, Sanderson 1966, Clutton-Brock y Harvey 1978, Cederlund 1983, Jeppesen 1987).

El corzo responde fielmente al patrón general descrito. Su área de campeo está relacionado inicialmente con la disponibilidad de recursos tróficos (Bobek 1977, Stubbe y Passarge 1979, Johnson 1984, Cederlund 1983) y con el grado de protección que ofrece la cubierta vegetal (Maublanc *et al.* 1985, Maublanc 1986, Cibien *et al.* 1989b, Jeppesen 1990), factores que en conjunto determinarían la calidad del hábitat y que son generales para los cérvidos (p.e. Clutton-Brock *et al.* 1982, Mitchell *et al.* 1977, Staines 1974). Otros factores que bajo determinadas circunstancias han resultado relevantes han sido la densidad de población (Vincent y Bideau 1986 y 1992, Thor 1989), que suele estar inversamente correlacionada con el tamaño del área de campeo (Schoener 1981); las barreras físicas artificiales, que pueden restringir la capacidad de libre movimiento en el animal (Thor 1989); y el clima, que puede imponer una mayor o menor grado de desplazamiento para conseguir el alimento (p.e. Cederlund 1982).

Los factores apuntados podrían estar condicionando la utilización del espacio en la población de Grazalema. No obstante, puede descartarse *a priori* la existencia de barreras físicas artificiales en su interior (véase el Capítulo 2). A ellos habría que añadir los posibles matices derivados de las particularidades de ocupar un ecosistema forestal mediterráneo de media montaña. La sequía estival y sus consecuencias sobre la disponibilidad de recursos tróficos en el citado periodo, y las consecuencias que la abundancia de especies perennifolias pueda tener sobre el valor refugio del hábitat parecen inicialmente dos cuestiones fundamentales a analizar, por comparación con las circunstancias ambientales bajo las que se desarrollan otras poblaciones europeas.

La estacionalidad climática actúa sobre la distribución y la disponibilidad del alimento, por lo que, si se hipotetiza que el corzo utiliza el mínimo área que puede sustentar sus requerimientos energéticos (ver Mace *et al.* 1983), el área de campeo debería cambiar a lo largo del año. La dirección del cambio en tamaño dependerá de la cantidad relativa de energía utilizable disponible y de los requerimientos energéticos de los ejemplares en cada periodo (Geist 1982). La hipótesis a analizar plantea que el tamaño del área de campeo varíe estacionalmente en respuesta a la variación en los patrones de abundancia y calidad del alimento, como es habitual en los cérvidos (p.e. Craighead *et al.* 1973, Cederlund y Okarma 1988, Hillman 1988, Lawrence y Wood-Gush 1988). Considerando el ciclo de la vegetación en los ecosistemas forestales

mediterráneos (consúltense Raven 1973 y Herrera 1984), se espera que el tamaño del área de campeo sea mínimo en primavera, aumente gradualmente en verano y alcance su máximo en invierno. No obstante, el incremento esperado en el tamaño del área de campeo invernal podría verse matizado a tenor de la disminución que en esta época experimenta la tasa metabólica en la especie (véase el Capítulo 3).

La posible influencia del factor sexo en el área de campeo del corzo se ha explicado en función de: (1) el dimorfismo corporal (p.e. Cederlund y Lindstrom 1983), apoyado en que las diferencias estructurales en los órganos bucales pueden condicionar el tamaño del bocado a ingerir y, en consecuencia, imponer estrategias tróficas diferentes entre los sexos (revisión en Illius y Gordon 1987); (2) diferencias en las necesidades metabólicas relacionadas con la reproducción, que implicarían mayores territorios para las hembras durante el periodo de cría y que se apoyan en el hecho comprobado de que las hembras consumen alimento de más calidad nutricia que los machos durante este periodo (Ellenberg 1978, Schröder y Schröder 1983); y (3) condicionantes sociales diferentes para cada sexo, derivadas fundamentalmente de la necesidad de defensa de un territorio para los machos frente a la posibilidad de un campeo más libre en las hembras (p.e. Verner 1977, Bideau *et al.* 1993), que se verían incrementados en situaciones de alta densidad poblacional. Los resultados descritos en la literatura han abarcado todas las posibilidades, encontrando diferencias entre los sexos en algunos casos (p.e. Bobek 1977, Zejda y Bauerova 1985, Putman 1986) y similitud en otros (p.e. Cederlund 1983, Jeppensen 1990, Chapman *et al.* 1993). De acuerdo con Thor (1989), parece que la cuestión no radicaría en las diferencias en el tamaño del área de campeo, sino en la composición de la vegetación presente dentro del mismo, en el sentido de mayor calidad trófica en las áreas de las hembras que en las de los machos, particularmente durante el periodo de cría. Esta situación es habitual en las especies de ungulados con un mayor grado de dimorfismo sexual (Clutton-Brock *et al.* 1982, Bowyer 1984, Shank 1985, McCullough *et al.* 1989, Miller y Litvaitis 1992, Miquelle *et al.* 1992). En consecuencia, no se espera detectar diferencias ligadas al sexo en cuanto al tamaño y forma del área de campeo de los corzos en la RPNG, pero no se descarta que éstas puedan manifestarse en cuanto a la utilización del mismo.

En general, el corzo presenta un área de campeo compacta (Bideau *et al.* 1983c, Vincent *et al.* 1983), con la mayoría de las localizaciones situadas en torno a un centro de actividad, comportamiento típico en los ejemplares adultos residentes de ambos sexos (Cederlund 1983, Bideau *et al.* 1993). Las excepciones a este modelo se han relacionado con el comportamiento de dispersión de los jóvenes (Bideau *et al.* 1993) o con la

ubicación del área de campeo en áreas manifiestamente heterogéneas, típicas de ecotonos y paisajes agrícolas, donde se pueden delimitar áreas diferenciadas para alimentación y reposo (Cederlund 1983, Maublanc 1986, Forde 1989, Cibien *et al.* 1989b, Jeppensen 1990 y Chapman *et al.* 1993) y con perturbaciones derivadas de la actividad humana (ver Strandgaard 1972 y Linnell y Andersen 1995). La relativa homogeneidad del hábitat en la RPNG (véase el Capítulo 5) y la escasa intervención humana en la zona (véase el Capítulo 2) permiten plantear la hipótesis de que la forma del área de campeo será compacta y que su patrón de utilización mostrará un uso concentrado en torno a un centro de actividad. Además, se espera que la forma y utilización sea similar entre los ejemplares y que tanto el área nuclear como la zona de actividad diaria reflejen fielmente las variaciones estacionales a las que se vea sometida el área de campeo.

La fidelidad se ha definido como la tendencia de un animal tanto a regresar a un área previamente ocupada como a permanecer dentro del mismo área durante un extenso periodo de tiempo (White y Garrot 1990). El umbral para el abandono del área de campeo ante una perturbación es notablemente alto en la mayoría de los ungulados (p.e. Hood e Inglis 1974, Tierison *et al.* 1985, Edge *et al.* 1985, Kuck *et al.* 1985, Kufeld *et al.* 1988, Root *et al.* 1988, Skogland 1989, Andersen 1991a y b, Chubb *et al.* 1993), siempre que se mantengan los niveles de cobertura vegetal (Edge *et al.* 1985, Andersen 1991a, Czech 1991), lo que sugiere que deben subyacer considerables ventajas en la fidelidad al área de campeo y en la familiaridad con el mismo (Clarke *et al.* 1993). Estas ventajas se han descrito para el corzo tanto en términos de conocimiento de la disponibilidad y distribución de las plantas de alimento como para asegurar el adecuado uso de la cobertura para evitar y escapar de los predadores (Linnell y Andersen 1995). Es previsible que este comportamiento sea propio de la especie, por cuanto son numerosas las evidencias de que los ejemplares adultos son muy sedentarios (p.e. Strandgaard 1972, Sémpéré 1982, Cederlund 1983, Vincent *et al.* 1983, Bideau *et al.* 1993; véase el Capítulo 3). Dado que el nivel de perturbación en la RPNG puede considerarse en general como bajo (véase el Capítulo 2), parece coherente esperar que esta población presente un grado elevado de fidelidad en el uso del espacio.

El modelo de organización espacial descrito para la especie se sustenta en el hecho de que las relaciones espaciales entre los ejemplares están dominadas por los acontecimientos ligados al ciclo reproductor (detalles en los Capítulos 3 y 6), por lo que están sometidas a pronunciados cambios estacionales. La manifestación de un comportamiento territorial estacional en los machos y el aislamiento de las hembras durante el periodo de nacimientos son los rasgos sociales más relevantes (Kurt 1968,

Prior 1968, Bramley 1970, Strandgaard 1972, Ellenberg 1978, Bideau *et al.* 1993), y se traducen en una tendencia de los ejemplares hacia el aislamiento durante buena parte del año (véase el Capítulo 6). Esto no impide que pueda darse un solapamiento parcial entre las áreas de campeo de ejemplares vecinos (Bideau *et al.* 1983, Vincent *et al.* 1983, Cederlund 1983, Chapman *et al.* 1993). Fuera del periodo invernal, las relaciones entre los ejemplares adultos del mismo sexo son muy escasas y suelen manifestarse en la posesión de áreas de campeo contiguas (p.e. Bideau *et al.* 1983c, Vincent *et al.* 1983). La llegada del otoño e invierno conlleva una mayor tolerancia a la presencia de otros ejemplares, independientemente de su sexo, pero esta actitud parece responder más a una utilización compartida del espacio que a una verdadera relación social entre los ejemplares (véase el Capítulo 6) y se ve favorecida por la disminución de los valores trófico y/o de refugio del hábitat en los ecosistemas centroeuropeos durante esta época (Cibien *et al.* 1989a, Jeppensen 1990, Maublanc *et al.* 1991). En principio, cabe esperar un comportamiento similar para los ejemplares de Grazalema, con escasa relación entre los de un mismo sexo e indiferencia, salvo durante el celo, en las relaciones entre machos y hembras adultas. Respecto a la influencia de la estacionalidad, el hecho de que Grazalema sea un ecosistema mediterráneo apunta como periodo crítico el verano, por lo que no se descarta que sea este periodo y no el invernal el que presente un mayor nivel de utilización compartida del espacio, a diferencia de lo señalado en la mayoría de las poblaciones europeas.

La dinámica en la organización espacial es un tema poco investigado en la especie, puesto que los autores se ha limitado a señalar el solapamiento geográfico de las áreas de campeo en un sentido general (Bideau *et al.* 1983b, Cederlund 1983, Vincent *et al.* 1983, Chapman *et al.* 1993). La cuestión de si dicho solapamiento es circunstancial o bien constituye una respuesta (espacial y/o temporal) a distintos grados de atracción o repulsión entre los ejemplares (consultar White y Garrot 1990, Minta 1992) no se ha abordado suficientemente, por lo que resulta necesario profundizar en el modelo de organización espacial que se establece entre los ejemplares en una población. El estudio de las relaciones espaciales entre los corzos de Grazalema se centrará en verificar si el grado de solapamiento detectado a nivel de la ubicación geográfica de las áreas de campeo individuales se corresponde con un nivel similar de relación en la utilización de dicho área y en el campeo diario. Esto permitirá interpretar los resultados en el marco del comportamiento social de la población.

7.2.- METODOS

El diseño para la toma de datos del radioseguimiento ha sido ya expuesto (Capítulo 4), por lo que este apartado hará referencia exclusivamente a los métodos empleados para el análisis de los datos.

7.2.1.- Areas de campeo

La evaluación analítica del área de campeo de una especie se basa en el muestreo de la posición de los animales a lo largo de un tiempo base (Kenward 1987, White y Garrot 1990). Para las especies que presentan variaciones estacionales en su comportamiento, la estimación del área de campeo por periodos temporales parece ser más apropiada, siempre y cuando las divisiones estacionales reflejen aspectos reales de la ecología de la especie y no respondan a cualquier división arbitraria del tiempo, puesto que se podría estar enmascarando importantes cambios de comportamiento (Harris *et al.* 1990). Se ha comprobado que el corzo muestra una marcada variabilidad estacional en su comportamiento espacial (p.e. Forde 1989), por lo que parece apropiado utilizar divisiones temporales propias ajustadas a la fenología de la especie. En función de ello, se ha considerado el ciclo anual dividido en tres estaciones (véase Métodos Generales, Capítulo 4): I (febrero a mayo), II (junio a septiembre) y III (octubre a enero). No obstante, se ha incluido la información relativa al tamaño total del área de campeo para cada uno de los ejemplares seguidos. Aunque esta información no es comparable de forma directa entre los ejemplares seguidos en Grazalema por estar referida a periodos temporales de seguimiento diferentes (véase la Tabla 4.4, pág. 53), sí puede ser adecuada para contribuir a fijar los límites del tamaño del área de campeo, en un marco interpoblacional, para el conjunto de la especie.

Los parámetros usados para analizar el tamaño, la forma y la utilización del área de campeo han sido:

Area Total Superficie recorrida por un ejemplar a lo largo de todo su periodo de seguimiento. El estimador utilizado para su cálculo ha sido la media armónica para el 90% de las localizaciones (MA90, Dixon y Chapman 1980; detalles en el Capítulo 4), debido a que permite obtener información acerca de la utilización del área de campeo por el animal (Harris *et al.* 1990; ver p.e. Chapman *et al.* 1993). Se ofrecen también los resultados estimados según el mínimo polígono

convexo (MPC, Mohr 1947), por la utilidad de este estimador para realizar comparaciones directas entre diferentes estudios y por su frecuente utilización del mismo en la mayoría de los estudios precedentes.

- ACE** *Área de campeo estacional*, superficie estimada a partir de las localizaciones independientes correspondientes a un mismo ejemplar durante una estación del año. Se han analizado 30 áreas de campeo estacionales, obtenidas a partir de los 9 ejemplares radiomarcados. El número medio de radiolocalizaciones empleado por estación/corzo ha sido 33 ± 2 . Los estimadores utilizados para su cálculo han sido la media armónica (MA90) y el mínimo polígono convexo (MPC), por las razones anteriormente expuestas.
- ANU** *Área nuclear*, superficie estimada por la media armónica para el 50% de las localizaciones (MA50). Las áreas nucleares denotan zonas dentro del área de campeo estacional a las cuales se da un uso particularmente elevado, y que a menudo pueden proporcionar una medida clara del patrón de variación de uso dentro del área de campeo en su conjunto (Harris *et al.* 1990). La superficie englobada por la isopleta del 50% de las localizaciones es el método más robusto utilizado en la definición de las áreas nucleares (Harris *et al.* 1990, Chapman *et al.* 1993). Se ha analizado la importancia relativa que tiene el tamaño del área nuclear en el conjunto del área de campeo estacional (evaluado como la relación porcentual ANU/ACE).
- CA** *Centro de actividad*, definido para cada área de campeo estacional, se ha medido como la posición real con menor distancia armónica hacia las restantes posiciones.
- ZAD** *Zona de campeo diario*, superficie delimitada por las localizaciones de un animal durante un periodo continuo de 24h, registradas a intervalos cada cuatro horas. Se ha calculado para las siete localizaciones mediante el mínimo polígono conexo (MPC), por su mayor robustez para el análisis de tamaños muestrales bajos (Harris *et al.* 1990, White y Garrot 1990). La importancia relativa del tamaño del área de campeo diario respecto al área estacional se ha evaluado como la relación ZAD/ACE.

Fidelidad en el establecimiento y utilización del área de campeo, evaluada para cada uno de los ejemplares seguidos, a partir de cuatro parámetros:

- *FidACE*, estabilidad geográfica en la ubicación del área de campeo estacional (ACE) entre estaciones sucesivas. Estimado a partir del grado de solapamiento entre las ACE durante estaciones consecutivas.
- *FidANU*, estabilidad geográfica en la ubicación del área nuclear (ANU) entre estaciones sucesivas. Estimado a partir del grado de solapamiento entre las áreas nucleares durante estaciones consecutivas.
- *FidCA*, fidelidad en la disposición del centro de actividad. Medida como la distancia en línea recta (m) entre los centros de actividad (CA) en estaciones consecutivas.
- *FidZAD*, fidelidad en la zona de campeo diario. Estimado a partir del grado de solapamiento entre las ZAD de días consecutivos.

El grado de solapamiento se ha cuantificado mediante el índice de Cole (1949, en White y Garrot 1990), el cual mide en forma de porcentaje la coincidencia entre dos áreas que solapan mediante la fórmula:

$$AB = (2AB/A+B) * 100$$

donde A y B son los tamaños de las áreas en dos períodos determinados y AB es el área común entre ellas (área de solapamiento). Su valor oscila entre cero (solapamiento nulo) y cien (solapamiento completo).

Se ha analizado la influencia que los factores sexo y estacionalidad han tenido sobre los parámetros descritos. Previamente a la realización de los modelos factoriales, se comprobó la homogeneidad de la muestra entre los individuos (Tabla 7.1). Cuando ésta ha ocurrido, se han presentado los resultados agrupados por sexos. Los valores de los parámetros para cada ejemplar seguido se recogen en anexos al final del capítulo.

Tabla 7.1.- Prueba de homogeneidad de la muestra entre ejemplares (PROC NPAR1WAY). n: tamaño muestral.

	n	H	gl	p
ACE:	30	13,16	8	0,11
ANU:	30	9,24	8	0,32
ANU/ACE:	30	8,22	8	0,41
ZAD:	80	16,70	6	0,0110
ZAD/ACE:	80	21,99	6	0,0012
FidACE:	20	6,24	8	0,62
FidANU:	20	5,52	8	0,70
FidCA:	20	2,83	8	0,94

7.2.2.- Organización espacial

Los parámetros escogidos para su evaluación han sido:

SolACE Coincidencia espacial en la ubicación de las ACE, medida como el grado de solapamiento entre las áreas de campeo estacionales para pares de ejemplares en una estación dada. Se ha evaluado mediante el índice direccional de Dunn y Gipson (1977), que mide, para dos ejemplares cualesquiera en una estación determinada, la proporción entre el área común y el área de uno de ellos (el que se considera solapado, ejemplar "R") independientemente del área del solapante (ejemplar "S"):

$$Sol_{R,S} = RS/R$$

donde R y S son los tamaños de las ACE para cada ejemplar y RS es el área común entre ellas (área de solapamiento). El índice puede tomar valores entre cero (solapamiento nulo) y cien (solapamiento total). El valor de SolACE se ha calculado considerando alternativamente a cada uno de los dos ejemplares implicados como solapados.

SolANU Coincidencia espacial en la ubicación de las ANU, medida como el solapamiento entre las áreas nucleares para cada par de ejemplares en una estación dada. Se ha calculado también mediante el índice direccional de Dunn y Gipson 1977, alternativamente para cada uno de los ejemplares solapados.

DmCA Distancia interindividual entre CA, medida como la distancia lineal (m) entre los centros de actividad estacionales entre pares de ejemplares.

SolZAD Coincidencia espacial en el campeo diario, medida como el solapamiento entre las zonas de campeo diarias (ZAD) para cada par de ejemplares en un día determinado. Calculado también mediante el índice direccional de Dunn y Gipson (1977) para cada uno de los ejemplares.

DisLOC Distancia entre localizaciones simultáneas, medida como la distancia lineal (m) que separa localizaciones registradas simultáneamente (separadas un máximo de 15 minutos en el tiempo) entre pares de ejemplares.

7.3.- RESULTADOS

7.3.1.- Áreas de campeo

Tamaño

El área total utilizado por cada uno de los ejemplares a lo largo de todo su periodo de seguimiento ha oscilado entre las 50 y las 137 Ha (Tabla 7.2). No se han encontrado diferencias significativas entre los valores medios obtenidos para cada sexo (estimador MA90: $100 \pm 16,5$ Ha para los machos y $101 \pm 11,1$ Ha para las hembras; PROC NPAR1WAY, $n=9$, $H=0,06$, $gl=1$, $p=0,81$. Estimador MPC: $121 \pm 26,2$ Ha para los machos y 154 ± 10 Ha para las hembras; PROC NPAR1WAY, $n=9$, $H=2,16$, $gl=1$, $p=0,14$). La figura 7.1 recoge la disposición del área total para cada ejemplar.

Tabla 7.2.- Tamaño del área total (Ha) ocupado por cada uno de los ejemplares seguidos en la RPNG. N: número de localizaciones válidas utilizadas para la estimación del área de campeo. NE: área de incertidumbre media (Ha) asociada a las posiciones estimadas. T: tiempo de radioseguimiento, en meses. MA90: área calculada usando como estimador la media armónica del 90% de las localizaciones. MPC: área calculada usando como estimador el mínimo polígono convexo.

	N	NE	T	MA90	MPC
Hembras					
H01	164	$0,70 \pm 0,03$	26	114,3	155,7
H04	257	$0,42 \pm 0,02$	21	125,0	182,3
H07	104	$0,58 \pm 0,04$	13	79,4	141,2
H08	86	$0,55 \pm 0,05$	12	84,7	137,9
Machos					
M02	42	$0,18 \pm 0,02$	5	96,5	80,2
M03	72	$0,43 \pm 0,05$	6	134,9	130,9
M05	120	$0,43 \pm 0,02$	15	136,9	217,1
M06	107	$0,38 \pm 0,02$	9	81,6	104,2
M09	80	$0,29 \pm 0,02$	12	50,0	72,0

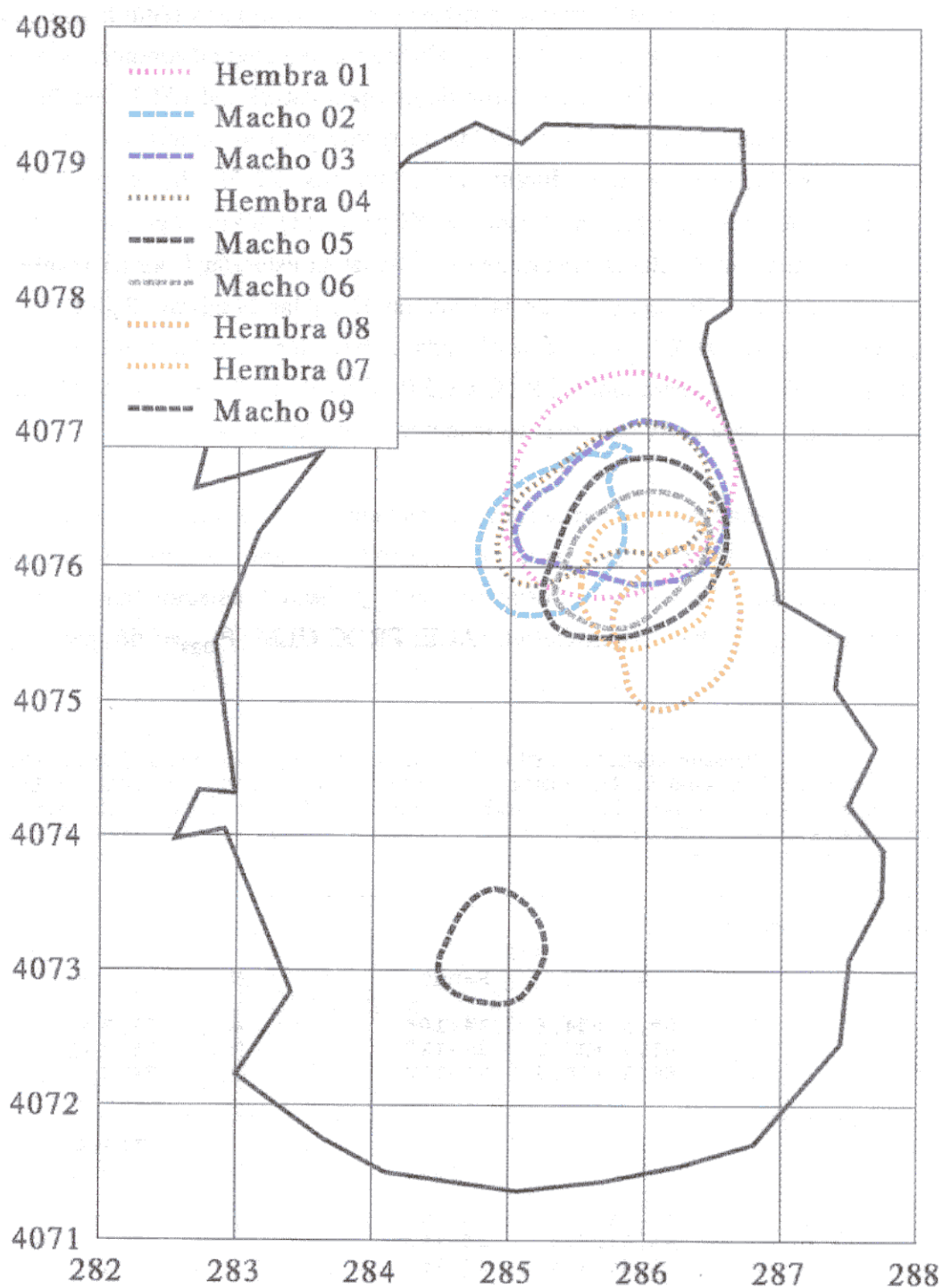


Figura 7.1.- Disposición de las áreas de campeo totales de los ejemplares seguidos por radio-rastreo en la RPNP.

La superficie ocupada estacionalmente por los ejemplares seguidos en Grazalema ha oscilado entre las 17 y las 162 Ha, no habiéndose detectado diferencias significativas entre ellos (véase la Tabla 7.1). El área de campeo estacional (ACE) ha sido mínima para ambos sexos en la estación I (59 Ha de media para los machos y 53 Ha para las hembras), se ha incrementado durante la II (machos: 91 Ha, hembras: 74 Ha) y ha seguido tendencias opuestas en la estación III para cada sexo: mientras se ha reducido en los machos hasta valores equivalentes a los de la estación I, se ha mantenido con valores similares (79 Ha) a los de la estación II en las hembras (Tabla 7.3. Incluye estimación según MPC; existe una elevada correlación positiva entre los resultados utilizando uno u otro estimador, PROC CORR SPEARMAN, $n=30$, $r_s=0,94$, $p=0,0001$). Los resultados para cada ejemplar se resumen en el Anexo 7.1).

Se ha analizado la variabilidad detectada en el tamaño del área de campeo estacional en función del sexo, la estación, el año y sus efectos anidados ("sexo*estacion", "sexo*año", "estación*año" y "sexo* estación*año"). El modelo factorial no ha resultado significativo (ACE: PROC GLM; $F_{12,29}=1,66$, $p=0,17$).

Tabla 7.3.- Tamaño medio (\pm ET) del área de campeo estacional (Ha) para cada uno de los sexos. N: número de estaciones/corzo; x: media; ET: error estándar. Estaciones I: febrero a mayo; II: junio a septiembre; III: octubre a enero. MA90: media armónica para el 90% de las localizaciones.- MPC: mínimo polígono convexo.

<i>Estimador MA90</i>								
	N	MACHOS				HEMBRAS		
		\bar{x}	\pm ET	Rango	N	\bar{x}	\pm ET	Rango
I	3	59,2	$\pm 24,6$	34-108	4	52,5	$\pm 12,5$	29-87
II	5	91,1	$\pm 22,2$	37-137	7	73,5	$\pm 17,8$	33-143
III	5	59,3	$\pm 16,4$	21-112	6	79,2	$\pm 6,7$	62-99
<i>Estimador MPC</i>								
	N	MACHOS				HEMBRAS		
		\bar{x}	\pm ET	Rango	N	\bar{x}	\pm ET	Rango
I	3	57,8	$\pm 24,4$	32-107	4	55,4	$\pm 12,8$	38- 93
II	5	85,0	$\pm 23,4$	34-162	7	65,5	$\pm 16,5$	31-129
III	5	54,0	$\pm 14,5$	17-105	6	92,4	$\pm 8,1$	68-114

Es destacable el hecho de que una de las hembras (H01) haya realizado excursiones fuera de su área de campeo. En dos ocasiones (en agosto y en octubre de 1990) se desplazó desde su zona habitual hasta otra zona distante casi cuatro km en línea recta, y tras permanecer en esta última durante una semana y diez días, respectivamente, regresó a su zona habitual. Tras su recaptura en julio de 1991, se pudo constatar que no volvió a abandonar ésta ni a realizar ningún otro desplazamiento de tal envergadura durante los 14 meses siguientes.

Forma y utilización del área de campeo estacional (ACE)

Los ejemplares seguidos han establecido sus áreas de campeo estacionales (ACE) de forma continua. La fragmentación del ACE en subunidades de uso se ha producido sólo en cuatro de las 30 estaciones-corzo analizadas (Hembra 01, estaciones II₁₉₉₀ y III₁₉₉₀; Macho 02, estación III_{1990/91}; y Macho 05, estación I₁₉₉₂).

En sentido biológico, esa duplicidad de uso ha sido despreciable en tres de los casos citados, puesto que la segunda zona ha supuesto menos del 1,5% del total de la superficie de campeo. Esto ha reducido la fragmentación efectiva del área de campeo estacional a uno sólo de los 30 casos de estaciones-corzo estudiados, el Macho 02 durante la estación III_{1990/91}, cuyas subunidades han supuesto respectivamente el 68% y el 32% de la superficie estacional total (Figura 7.2).

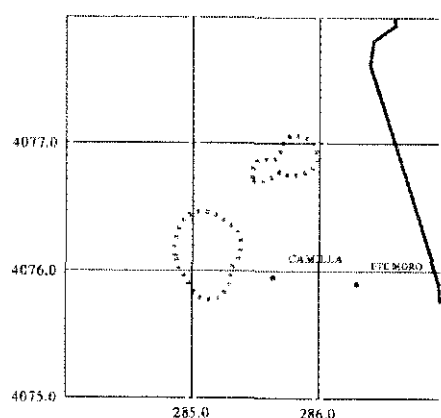


Figura 7.2.- Disposición fragmentada del área de campeo estacional (Macho 02, octubre 1990 a enero 1991).

El disponer de un área de campeo estacional continua no ha supuesto que haya habido una utilización homogénea de la misma. Los corzos han concentrado sus actividades en una superficie (área nuclear, ANU) que ha oscilado entre las 13 Ha y las 21,5 Ha (Tabla 7.4. Datos por ejemplares en el Anexo 7.2).

La forma del área nuclear ha sido mononuclear en todos los machos y en la mayoría de los casos de las hembras (76,5%). No obstante, en los casos binucleares, ambas zonas han alcanzado entidad suficiente desde el punto de vista biológico (Hembra 04, estación III_{1990/91}: 25,9% y 74,1%; Hembra 04, estación II₁₉₉₁: 41,8% y 58,2%; Hembra 04, estación III_{1991/92}: 19,7% y 80,3%; Hembra 08, estación II₁₉₉₂: 30,5% y 69,5%. Figura 7.3).

El análisis de la influencia que, sobre la varianza en el tamaño del área nuclear, han tenido el sexo, la estación, el año y sus efectos anidados ("sexo*estación", "sexo*año", "estación*año" y "sexo*año*estación") como factores independientes, no ha resultado significativo (PROC GLM; $F_{12,29}=2,06$, $p=0,08$).

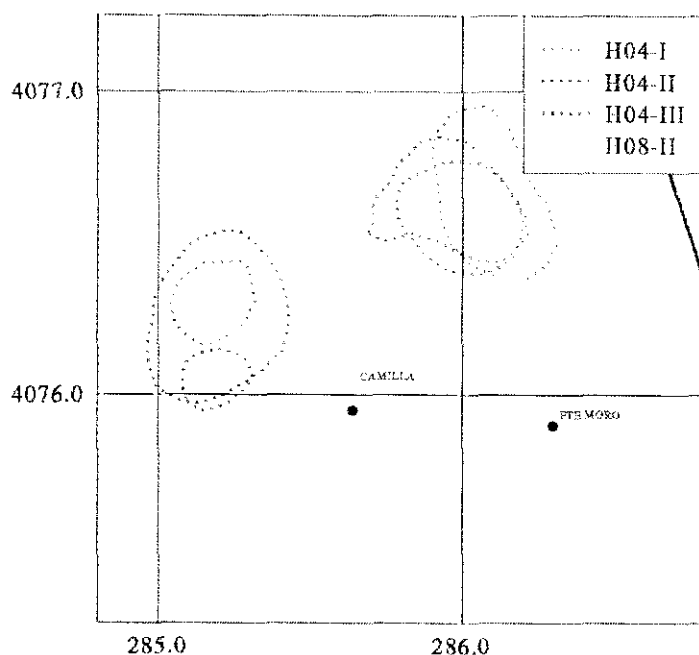


Figura 7.3.- Fragmentación del área nuclear en las hembras H04 y H08.

Tabla 7.4.- Tamaño de las áreas nucleares (Ha). n: tamaño muestral. x: media; ET: error estándar. Estaciones: I: febrero a mayo; II: junio a septiembre; III: octubre a enero. Estimador: Media armónica para el 50% de las localizaciones (MA50).

Estación	Machos			Hembras		
	n	$\bar{x} \pm ET$	Rango	n	$\bar{x} \pm ET$	Rango
I	3	13,2 \pm 3,5	9,3-20,3	4	13,0 \pm 3,0	4,4-17,5
II	5	21,5 \pm 5,4	8,6-35,3	7	21,2 \pm 5,0	6,5-51,0
III	5	13,6 \pm 2,3	6,6-20,4	6	18,7 \pm 2,6	9,9-25,2

El área nuclear ha supuesto, en promedio, el 24,5 \pm 1,3% de la superficie total del área de campeo estacional (n=30, rango: 8,9-35,8%. Tabla 7.5), no habiéndose detectado influencia significativa de los factores sexo, estación, año y de sus efectos anidados ("sexo* estación", "sexo*año", "estación*año" y "sexo*estación*año") sobre la relación ANU/ACE (PROC GLM; $F_{12,29}=0,71$, $p=0,73$. Ambos parámetros (ANU y ACE) han mostrado una elevada correlación positiva (PROC CORR SPEARMAN, n=30, $r_s=0,89$, $p=0,0001$).

Tabla 7.5.- Tamaño porcentual del área nuclear (ANU) en relación con el tamaño del área de campeo estacional (ACE). n: tamaño muestral. x: media; ET: error estándar; Estación: I: febrero a mayo; II: junio a septiembre; III: octubre a enero.

Estación	Machos			Hembras		
	n	$\bar{x} \pm ET$	Rango	n	$\bar{x} \pm ET$	Rango
I	3	25,0 \pm 3,1	18,7-28,5	4	24,9 \pm 4,3	15,1-32,7
II	5	24,1 \pm 2,0	17,6-29,3	7	24,2 \pm 3,9	8,9-35,8
III	5	26,5 \pm 3,6	14,1-35,3	6	23,2 \pm 2,1	15,9-31,0

Zona de campeo diario (ZAD)

El tamaño medio de la zona de campeo diario (ZAD) en los ejemplares seguidos en Grazalema ha sido 13,4 Ha ($n=80$, rango=1,7-52,6 ET=1,2. Tabla 7.6), habiéndose registrado una elevada variabilidad interindividual (PROC NPAR1WAY, $n=80$, $H=16,70$ $gl=6$, $p=0,011$. Datos por ejemplares en Anexo 7.3). Se ha analizado la influencia que sobre la ZAD (variable dependiente) han tenido el ejemplar, sexo, estación, año y los efectos anidados "sexo*estación", "sexo*año", "estación*año" y "sexo*estación*año" como variables independientes. El modelo no ha resultado significativo (PROC GLM; $F_{15,79}=1,23$, $p=0,27$.), aunque se ha puesto nuevamente de relieve en el análisis global que la elevada variabilidad interindividual es el efecto más destacable ($F_{5,79}=2,28$ $p=0,057$).

Tabla 7.6.- Zona de campeo diario (ZAD) recorrida en cada estación. Datos en Ha. n: tamaño muestral. x: media; ET: error estándar. Estación I: febrero a mayo; II: junio a septiembre; III: octubre a enero.

Estación	MACHOS				HEMBRAS			
	n	\bar{x}	$\pm ET$	Rango	n	\bar{x}	$\pm ET$	Rango
I	9	14,6	$\pm 3,1$	5,5-33,9	11	12,7	$\pm 2,9$	2,0-34,2
II	20	15,1	$\pm 3,1$	1,7-52,6	18	11,1	$\pm 1,9$	2,7-33,6
III	10	11,7	$\pm 2,7$	5,6-33,5	12	15,1	$\pm 4,2$	2,6-52,0

El área recorrida diariamente por los ejemplares de Grazalema ha supuesto, en promedio, casi la quinta parte del tamaño de su respectiva área de campeo estacional (Relación ZAD/ACE: $n=80$, media: 18,7% $\pm 1,6\%$, rango= 1,2%-78,1%). En algunas ocasiones se ha llegado a recorrer en un día hasta el 78% del área de campeo estacional (p.e. Hembra 04, invierno de 1991. Véase el Anexo 7.4).

El tamaño del área de campeo diario no ha estado relacionado de forma significativa con la amplitud del área de campeo estacional (PROC CORR SPEARMAN, ZAD y ACE; $n=80$, $r_s=0,13$, $p=0,25$). Ambos sexos han coincidido en presentar los mayores porcentajes relativos de campeo diario en primavera y los menores, en verano (Tabla 7.7).

Tabla 7.7.- Proporción del área de campeo estacional recorrida durante el campeo diario (ZAD/ACE), por estaciones. n: tamaño muestral. x: media; ET: error estándar. Estaciones I: febrero a mayo; II: junio a septiembre; III: octubre a enero.

Estación	MACHOS				HEMBRAS			
	n	\bar{x}	$\pm ET$	Rango	n	\bar{x}	$\pm ET$	Rango
I	9	22,7	$\pm 2,2$	11,7-31,3	11	25,0	$\pm 6,3$	2,3-65,9
II	20	13,4	$\pm 2,3$	1,2-38,4	18	15,4	$\pm 2,9$	1,9-42,2
III	10	21,8	$\pm 2,9$	10,5-41,9	12	21,2	$\pm 6,4$	3,9-78,1

La variación detectada en la relación ZAD/ACE se ha visto afectada de forma significativa por la incidencia de los factores independientes analizados (PROC GLM; $F_{15,79}=2,43$, $p=0,0073$), habiendo quedado explicada en su mayor parte por los efectos del año, del sexo y de su interacción (Tabla 7.8). Si bien *a priori* se había detectado una gran variabilidad interindividual en dicha relación (véase la Tabla 7.1), sus efectos han quedado diluídos dentro del modelo por la incidencia de los factores citados.

Tabla 7.8.- Resultados del análisis de la varianza en la relación ZAD/ACE en función del ejemplar, sexo, estación y año. Tamaño muestral: n= 80. gl: grados de libertad. SC: suma de cuadrados. F: valor del estadístico F. p: nivel de probabilidad.

EFEECTO	gl	SC	F	p
EJEMPLAR	5	0,053	0,63	0,6774
SEXO	1	0,051	3,09	0,0833
ESTACION	2	0,022	0,64	0,5294
AÑO	2	0,110	3,28	0,0442
SEXO*ESTACION	2	0,022	0,65	0,5276
SEXO*AÑO	1	0,064	3,83	0,0547
ESTACION*AÑO	2	0,025	0,76	0,4731
SEXO*AÑO*ESTACION	3	0,079	1,61	0,1945
Modelo	15	0,614	2,43	0,0073
Residual	64	1,077		
Total	79	1,691		

Fidelidad en la ubicación y utilización del área de campeo

Los ejemplares seguidos en Grazalema han mantenido un porcentaje de fidelidad muy elevado en la ubicación geográfica de sus áreas de campeo estacionales (FidACE: n=20, media: 76% \pm 3,6, rango=46,5%-97,0%. Tabla 7.9 y Anexo 7.5). No se ha detectado una influencia significativa de los factores sexo, estación y su efecto anidado "sexo*estación" (PROC GLM; $F_{5,19}=0,41$ p=0,83) sobre la variabilidad observada en este parámetro FidACE.

Tabla 7.9.- Fidelidad en la ubicación geográfica del ACE en estaciones sucesivas (FidACE). Estaciones: I: febrero a mayo; II: junio a septiembre; III: octubre a enero.

Transición estaciones	MACHOS				HEMBRAS			
	n	\bar{x}	\pm ET	Rango	n	\bar{x}	\pm ET	Rango
I-II	1	71,7			4	76,2	\pm 7,5	56,9-89,5
II-III	4	83,2	\pm 8,2	59,7-97,0	4	69,2	\pm 10,6	46,5-91,5
III-I	3	69,4	\pm 11,3	49,9-93,4	4	80,6	\pm 7,6	60,5-93,4

Sin embargo, la fidelidad ha disminuido en lo que se refiere a la utilización del área de campeo. La fidelidad en la situación espacial de las áreas nucleares en estaciones sucesivas se ha situado, en promedio, en un tercio (FidANU: n=20, \bar{x} = 33,0% \pm 2,8, rango=0%-83,3%. Tabla 7.10). La transición entre las estaciones II y III es la que ha registrado la menor fidelidad en la ubicación de las ANU para ambos sexos. No obstante, la estacionalidad y el sexo no han explicado de forma significativa las variaciones detectadas (FidANU: PROC GLM; $F_{5,19}=1,60$ p=0,22).

Tabla 7.10.- Fidelidad en la ubicación de las áreas nucleares en estaciones sucesivas (FidANU). n: tamaño muestral. Estaciones: I: febrero a mayo; II: junio a septiembre; III: octubre a enero.

Transición estaciones	MACHOS				HEMBRAS			
	n	\bar{x}	$\pm ET$	Rango	n	\bar{x}	$\pm ET$	Rango
I-II	1	34,3			4	32,0	$\pm 7,3$	21,3-51,8
II-III	4	15,3	$\pm 6,0$	3,4-32,0	4	24,7	$\pm 10,8$	0,0-49,4
III-I	3	44,5	$\pm 3,4$	39,8-51,0	4	51,0	$\pm 16,1$	6,3-83,3

La distancia media entre las posiciones de los centros de actividad para áreas de campeo estacionales sucesivas ha sido 285 m (FidCA: n=20, media= 285 m \pm 34, rango= 82-603 m, Tabla 7.11. Figura 7.4). Tampoco se ha observado diferencias en este parámetro ligadas a la influencia del sexo y/o la estacionalidad (FidCA: PROC GLM; $F_{5,19}=1,03$ p=0,44).

La coincidencia espacial en el recorrido diario entre jornadas consecutivas se ha situado en un tercio del recorrido del día precedente (n=12, media= 29,0 \pm 6,8%, rango= 0-64,7%), no habiéndose detectado diferencias entre los sexos (PROC NPAR1WAY, n=12, H=0,66, gl=1, p=0,42).

Tabla 7.11.- Fidelidad en la ubicación del centro de actividad (CA) en estaciones sucesivas. n: tamaño muestral. Estaciones: I: febrero a mayo; II: junio a septiembre; III: octubre a enero.

Transición estaciones	MACHOS				HEMBRAS			
	n	\bar{x}	$\pm ET$	Rango	n	\bar{x}	$\pm ET$	Rango
I-II	1	233			4	220	± 92	82-473
II-III	4	365	± 29	279-404	4	379	± 129	104-603
III-I	3	150	± 43	102-236	4	290	± 62	149-425

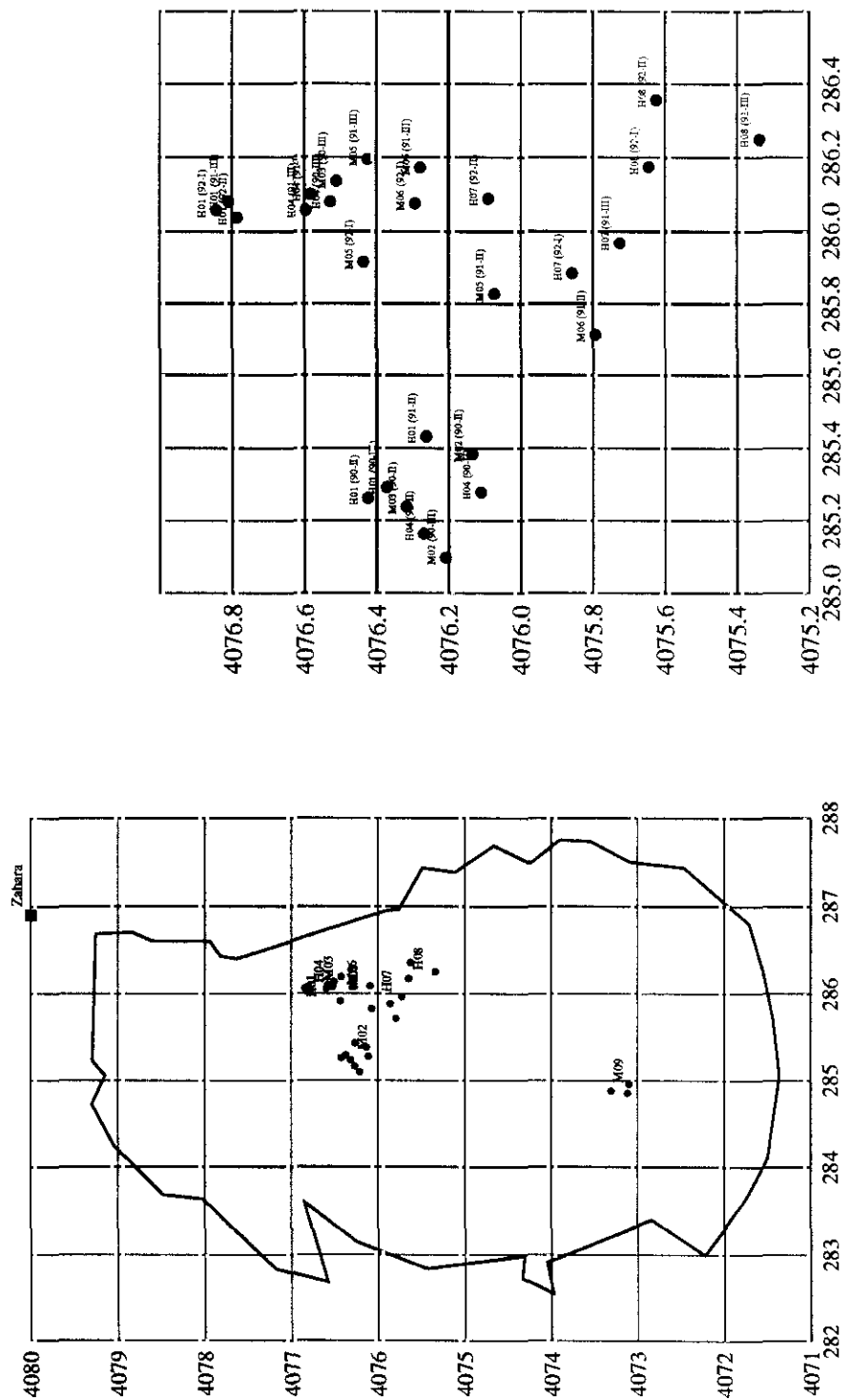


Figura 7.4.- Disposición de los centros de actividad estacionales de los ejemplares seguidos en la RPNP.

7.3.2.- Organización espacial

El análisis de las relaciones espaciales establecidas entre los pares de ejemplares ha puesto de manifiesto que, en general, se ha producido un elevado grado de solapamiento en la disposición espacial de las áreas de campeo individuales (véase la Figura 7.1).

En varias ocasiones, el grado de solapamiento entre las áreas de campeo estacionales (SolACE) ha sido total, comprobándose que el ACE de un ejemplar estaba situado completamente dentro del ACE de otro individuo. La tabla 7.12 resume la información recogida sobre las relaciones espaciales entre pares de ejemplares de corzo en Grazalema

La asociación espacial entre pares de ejemplares ha disminuído bastante en cuanto a la forma de utilización del área de campeo, es decir, en cuanto a la disposición espacial de las áreas nucleares (SolANU, Tabla 7.12). El grado de solapamiento espacial entre las áreas nucleares ha sido muy inferior al registrado entre las ACE y la correlación entre ambos parámetros no ha sido elevada (PROC CORR SPEARMAN, SolACE*Solanu, $n=86$, $R_s=0,67$, $p<0,0001$).

El comportamiento en el campeo diario ha corroborado que el bajo nivel de asociación espacial entre los ejemplares es habitual en el día a día, más en relación con el comportamiento detectado a nivel de las áreas nucleares (PROC CORR SPEARMAN, SolANU*Solzad, $n=64$, $R_s=0,73$, $p<0,0001$) que a nivel de las áreas estacionales (PROC CORR SPEARMAN, SolACE*Solzad, $n=64$, $R_s=0,61$, $p<0,0001$).

Tabla 7.12.- Relaciones espaciales entre pares de ejemplares en la RPNG. SolACE: porcentaje de solapamiento entre áreas de campeo estacionales. SolANU: porcentaje de solapamiento entre áreas nucleares. DmCA: distancia en m entre centros de actividad estacionales. SolZAD: porcentaje de solapamiento ($x \pm ET$) entre zonas de campeo diario. DisLOC: distancia ($x \pm ET$) en m entre localizaciones simultáneas. (n) tamaño muestral.

Estación		SolACE	SolANU	SolZAD	DmCA	DisLOC
<i>Macho-Macho</i>			(n)		(n)	
I	M05-M06	23,2	12,5	(2) 19,3 $\pm 11,1$	215	(17) 389 \pm 57
I	M06-M05	100,0	85,3	(2) 59,2 \pm 9,2	215	(17) 389 \pm 57
II	M02-M03	98,8	46,5	-	234	(9) 472 \pm 98
II	M03-M02	38,8	13,6	-	234	(9) 472 \pm 98
II	M05-M06	60,6	59,8	(5) 29,4 $\pm 10,2$	303	(39) 320 \pm 45
II	M06-M05	100,0	87,1	(5) 55,8 $\pm 15,8$	303	(39) 320 \pm 45
III	M02-M03	56,7	0,0	-	1082	(6) 568 ± 227
III	M03-M02	7,2	0,0	-	1082	(6) 568 ± 227
III	M05-M06	47,2	44,8	(4) 23,0 \pm 7,9	148	(42) 271 \pm 32
III	M06-M05	100,0	75,7	(4) 51,8 $\pm 20,2$	148	(42) 271 \pm 32
<i>Macho-Hembra</i>						
I	M05-H01	27,5	0,0	(1) 0	432	(28) 703 \pm 74
I	M05-H07	32,6	0,0	(2) 0	580	(27) 612 \pm 48
I	M05-H08	16,0	0,0	(2) 0	832	(27) 783 \pm 67
I	M06-H01	12,2	0,0	(1) 0	551	(17) 650 \pm 44
I	M06-H07	46,0	0,0	(2) 7,1 $\pm 0,9$	476	(17) 546 \pm 49
I	M06-H08	8,3	0,0	(2) 0	656	(17) 746 \pm 60
II	M02-H01	100,0	68,7	-	315	(17) 630 ± 132
II	M02-H04	98,6	63,0	-	109	(16) 360 \pm 67
II	M03-H01	100,0	58,3	-	110	(10) 801 ± 299
II	M03-H04	48,5	13,7	-	211	(11) 624 ± 124
II	M05-H01	55,9	42,1	(4) 5,7 $\pm 3,3$	439	(40) 586 \pm 40
II	M05-H04	33,4	0,0	(3) 0	693	(30) 738 \pm 48
II	M06-H01	72,2	31,3	(4) 4,4 $\pm 4,4$	549	(36) 549 \pm 48
II	M06-H04	31,1	0,0	(4) 0	729	(35) 682 \pm 48
III	M02-H01	100,0	56,0	-	254	(9) 1311 ± 460
III	M02-H04	76,1	26,3	-	1034	(16) 360 \pm 67
III	M03-H01	96,8	9,5	-	855	(6) 996 ± 350
III	M03-H04	62,5	72,9	(1) 30,3	59	(28) 258 \pm 56
III	M05-H01	37,3	0,0	(4) 8,1 $\pm 8,1$	402	(38) 585 \pm 40
III	M05-H04	38,3	14,5	(3) 15,2 $\pm 11,5$	155	(23) 643 \pm 80
III	M05-H07	41,2	0,0	(2) 0	736	(39) 665 \pm 35
III	M05-H08	16,2	0,0	(1) 0	1088	(32) 1057 \pm 55
III	M06-H01	31,9	0,0	(4) 0	539	(40) 642 \pm 34
III	M06-H04	28,9	0,0	(3) 4,3 $\pm 4,3$	266	(23) 657 \pm 67
III	M06-H07	51,1	0,0	(2) 0	591	(42) 631 \pm 54
III	M06-H08	11,8	0,0	(1) 0	944	(34) 994 \pm 54

Estación		SolACE	SolANU	SolZAD		DmCA	DisLOC	
Hembra-Macho								
I	H01-M05	64,2	0,0	(1)	0	432	(28)	703 ± 74
I	H01-M06	6,6	0,0	(1)	0	551	(17)	650 ± 44
I	H07-M05	93,7	0,0	(4)	47,1 ±15,6	580	(27)	612 ± 48
I	H07-M06	31,1	0,0	(2)	3,4 ± 1,6	476	(17)	546 ± 49
I	H08-M05	54,6	0,0	(2)	0	832	(27)	783 ± 67
I	H08-M06	6,6	0,0	(2)	0	656	(17)	746 ± 60
II	H01-M02	7,9	17,0	-		315	(17)	630 ±132
II	H01-M03	20,1	49,6	-		110	(10)	801 ±299
II	H01-M05	84,7	26,1	(4)	26,8 ±23,3	439	(40)	586 ± 40
II	H01-M06	66,2	13,3	(4)	18,6 ±18,6	549	(36)	549 ± 48
II	H04-M02	43,6	33,2	-		109	(16)	360 ± 67
II	H04-M03	54,7	24,8	-		211	(11)	624 ±124
II	H04-M05	73,8	0,0	(3)	0	693	(30)	738 ± 48
II	H04-M06	41,6	0,0	(4)	0	729	(35)	682 ± 48
III	H01-M02	9,0	8,8	-		254	(9)	1311 ±460
III	H01-M03	32,7	1,8	-		855	(6)	996 ±350
III	H01-M05	44,7	0,0	(4)	4,1 ±4,1	402	(38)	585 ± 40
III	H01-M06	18,0	0,0	(4)	0	539	(40)	642 ± 34
III	H04-M02	30,8	15,9	-		1034	(16)	360 ± 67
III	H04-M03	75,8	52,6	(1)	18,8	59	(28)	258 ± 56
III	H04-M05	46,7	16,9	(3)	10,7 ±7,2	155	(23)	643 ± 80
III	H04-M06	16,6	0,0	(3)	0,7 ±0,7	266	(23)	657 ± 67
III	H07-M05	48,0	0,0	(1)	0	736	(39)	665 ± 35
III	H07-M06	28,1	0,0	(1)	0	591	(42)	631 ± 54
III	H08-M05	13,9	0,0	(1)	0	1088	(32)	1057 ± 55
III	H08-M06	4,8	0,0	(1)	0	944	(34)	994 ± 54

Hembra-Hembra

I	H01-H04	60,3	22,2	(3)	0	268	(7) 381 ± 43
I	H04-H01	88,2	33,7	(3)	0	268	(7) 381 ± 43
I	H01-H07	0,0	0,0	(1)	0	1002	(29) 988 ± 37
I	H07-H01	0,0	0,0	(1)	0	1002	(29) 988 ± 37
I	H01-H08	0,0	0,0	(1)	0	1205	(28) 1169 ± 61
I	H08-H01	0,0	0,0	(1)	0	1205	(28) 1169 ± 61
I	H07-H08	41,2	3,1	(2)	0	359	(28) 457 ± 41
I	H08-H07	48,4	3,8	(1)	0	359	(28) 457 ± 41
II	H01-H04	17,8	21,2	-		314	(50) 535 ± 60
II	H04-H01	100,0	45,0	-		314	(50) 535 ± 60
III	H01-H04	27,8	6,8	-		803	(12) 1001 ±273
III	H04-H01	100,0	40,6	-		803	(12) 1001 ±273
III	H01-H04	64,2	47,0	(3)	21,3 ±14,3	215	(24) 496 ± 86
III	H04-H01	65,3	26,7	(3)	43,9 ±27,8	215	(24) 496 ± 86
III	H01-H07	0,9	0,0	(2)	0	1091	(44) 1077 ± 40
III	H07-H01	0,9	0,0	(1)	0	1091	(44) 1077 ± 40
III	H01-H08	0,0	0,0	(1)	0	1482	(35) 1518 ± 58
III	H08-H01	0,0	0,0	(1)	0	1482	(35) 1518 ± 58
III	H04-H07	0,0	0,0	(2)	0	811	(23) 952 ± 73
III	H07-H04	0,0	0,0	(1)	0	811	(23) 952 ± 73
III	H04-H08	0,0	0,0	(1)	0	1202	(18) 1445 ± 88
III	H08-H04	0,0	0,0	(1)	0	1202	(18) 1445 ± 88
III	H07-H08	63,4	0,0	(1)	0	479	(39) 669 ± 41
III	H08-H07	46,7	0,0	(1)	0	479	(39) 669 ± 41

En la práctica totalidad de las situaciones analizadas, el grado de solapamiento entre los pares de ejemplares ha sido mínimo a nivel de zona de campeo diario y de ubicación del área nuclear y mayor en cuanto a la disposición del área de campeo estacional. En las escasas ocasiones en que el solapamiento espacial ha sido más elevado entre las áreas nucleares que entre las áreas estacionales, se ha podido comprobar que ambos ejemplares se han mantenido separados a distancias apreciablemente comparativamente elevadas entre sí. El grado de solapamiento entre las ACE ha disminuído conforme ha ido aumentado la distancia entre los centros de actividad de los ejemplares, aunque no se ha detectado una correlación estrecha entre ambos parámetros (Tabla 7.13). La distancia entre las posiciones de los ejemplares en localizaciones simultáneas (DisLOC) ha sido siempre superior a la que ha habido entre sus respectivos centros de actividad estacionales (DmCA).

Tabla 7.13.- Coeficientes de correlación de Spearman entre los parámetros utilizados en la evaluación de las relaciones espaciales entre los ejemplares seguidos en la RPNG. Todos con nivel de significación $p < 0,0001$. (n) Tamaño muestral. SolACE: solapamiento entre áreas de campeo estacionales. SolANU: solapamiento entre áreas nucleares. SolZAD: solapamiento entre áreas de campeo diario. DmCA: distancia entre centros de actividad. DisLOC: distancia entre localizaciones simultáneas (detalles en el texto).

	SolANU	SolZAD	DmCA	DisLOC
SolACE	(86) 0,67	(64) 0,61	(86) -0,56	(86) -0,56
SolANU		(64) 0,73	(86) -0,69	(86) -0,55
SolZAD			(64) -0,71	(64) -0,65
DmCA				(86) 0,60

El sexo y la estacionalidad han influido sobre las relaciones espaciales de los ejemplares analizados (Tabla 7.14). El solapamiento entre áreas de campeo de pares de ejemplares ha mostrado una tendencia estacional similar en los tres parámetros (SolACE, SolANU y SolZAD), detectándose los valores superiores durante la estación II en todos ellos (Tabla 7.15). El mayor grado de solapamiento espacial en la estación II ha ido parejo con una menor distancia entre los pares de ejemplares, tanto entre sus respectivos centros de actividad como en las localizaciones simultáneas (Tabla 7.16). En cuanto a la variabilidad en las áreas nucleares y zonas de campeo diario ligada a la influencia del sexo, cabe destacar que los mayores valores de solapamiento se hayan detectado entre los ejemplares macho seguidos.

Tabla 7.14.- Relaciones espaciales entre pares de ejemplares. Resultados del análisis de la varianza en función de la estación y el sexo. Tamaño muestral n= 86. gl: grados de libertad. SC: suma de cuadrados. F: valor del estadístico F. p: nivel de probabilidad.

Solapamiento entre áreas de campeo estacionales (SolACE)

EFEECTO	gl	SC	F	p
ESTACION	2	7.131	3,90	0,0241
SEXO	3	5.895	2,15	0,1002
Modelo	5	16.452	3,60	0,0054
Residual	80	73.053		
Total	85	89.505		

Solapamiento entre áreas nucleares (SolANU)

EFEECTO	gl	SC	F	p
ESTACION	2	6.344	7,70	0,0009
SEXO	3	6.923	5,60	0,0015
Modelo	5	15.125	7,34	0,0001
Residual	80	32.957		
Total	85	48.082		

Distancia entre centros de actividad (DmCA)

EFEECTO	gl	SC	F	p
ESTACION	2	900.996	4,17	0,0190
SEXO	3	830.741	2,56	0,0607
Modelo	5	2.264.323	4,19	0,0020
Residual	80	8.648.813		
Total	85	10.913.135		

Solapamiento entre área de campeo diario (ZAD)

EFEECTO	gl	SC	F	p
ESTACION	2	98	0,37	0,6904
SEXO	3	6.473	16,50	0,0001
Modelo	5	6.931	10,60	0,0001
Residual	58	7.584		
Total	63	14.515		

Distancia entre localizaciones simultáneas (DisLOC)

EFEECTO	gl	SC	F	p
ESTACION	2	433.839	3,28	0,0429
SEXO	3	1.373.905	6,92	0,0003
Modelo	5	2.125.852	6,42	0,0001
Residual	80	5.297.271		
Total	85	7.423.123		

Tabla 7.15.- Solapamiento interindividual entre áreas de campeo. Datos en porcentaje, por estaciones y sexos. Estaciones: I: febrero a mayo; II: junio a septiembre; III: octubre a enero. R: sexo del ejemplar considerado residente. S: sexo del ejemplar considerado solapante. M: macho. H: hembra. n: tamaño muestral (pares de ejemplares). SolACE: solapamiento del área de campeo estacional. SolANU: solapamiento del área nuclear. SolZAD: solapamiento en el área de campeo diario.

		ESTACION I					
R-S	n	SolACE		SolANU		SolZAD	
H-H	8	29,8	±12,2	0- 88	7,9 ± 4,6	0-34	0
H-M	6	42,8	±14,1	7- 94	0		8,4 ± 7,8 0-47
M-H	6	23,8	± 5,8	8- 46	0		1,2 ± 1,2 0- 7
M-M	2	61,6	±38,4	23-100	48,9 ±36,4	12-85	39,3 ±20,0 19-59
		ESTACION II					
R-S	n	SolACE		SolANU		SolZAD	
H-H	2	58,9	±41,1	18-100	33,1 ±11,9	21-45	--
H-M	8	49,1	± 9,3	7- 85	20,5 ± 5,9	0-50	11,4 ± 6,8 0-27
M-H	8	67,5	±10,4	31-100	34,6 ± 9,8	0-69	2,5 ± 1,5 0- 6
M-M	4	74,6	±15,0	39-100	51,8 ±15,3	14-87	42,6 ±13,2 29-56
		ESTACION III					
R-S	n	SolACE		SolANU		SolZAD	
H-H	14	26,4	± 9,3	0-100	8,7 ± 4,4	0-47	5,4 ± 3,9 0-44
H-M	12	30,8	± 5,9	5- 76	8,0 ± 4,5	0-53	3,8 ± 2,2 0-19
M-H	12	49,3	± 8,4	12-100	14,9 ± 7,2	0-73	6,4 ± 3,5 0-30
M-M	4	52,8	±19,0	7-100	30,1 ±18,5	0-76	37,4 ±14,4 23-52

Tabla 7.16.- Distancias interindividuales entre centros de actividad (DmCA) y localizaciones simultáneas (DisLOC), para pares de ejemplares, en función del sexo y de la estación. Estaciones: I: febrero a mayo; II: junio a septiembre; III: octubre a enero. R: sexo del ejemplar considerado residente. S: sexo del ejemplar considerado solapante. M: macho. H: hembra. n: tamaño muestral (pares de ejemplares). DmCA: distancia entre los centros de actividad estacionales. DisLOC: distancia entre localizaciones registradas simultáneamente.

ESTACION I						
R-S	n	DmCA		DisLOC		
H-H	8	709 ±152	381-1169	749 ±127	381-1169	
H-M	6	588 ± 58	432- 832	673 ± 36	546-783	
M-M	2	215 ± 0	215- 215	389 ± 0	389-389	
ESTACION II						
R-S	n	DmCA		DisLOC		
H-H	2	314 ± 0	314- 314	347 ± 23	309-546	
H-M	8	394 ± 88	109- 729	621 ± 47	360-801	
M-M	4	269 ± 20	234- 303	396 ± 44	320-472	
ESTACION III						
R-S	n	DmCA		DisLOC		
H-H	14	869 ±111	215-1482	1011± 96	496-1518	
H-M	12	577 ±103	59-1088	733 ± 87	258-1311	
M-M	4	615 ±270	148-1082	720 ± 86	571- 868	

7.4.- DISCUSION

El tamaño del área de campeo en el corzo oscila notablemente entre poblaciones (desde 5 Ha hasta más de 300 Ha; Loudon 1978, Zejda y Bauerova 1985), consecuencia tanto de una elevada variabilidad interindividual (Janeau *et al.* 1981 y Cederlund 1983), situación bastante general entre los grandes herbívoros (p.e. Lawrence y Wood-Gush 1988, Beier y McCullough 1990, Lazo 1992) como de las condiciones ambientales particulares de cada población (p.e. Johnson 1984, Maublanc 1986).

El rango de tamaño del área de campeo estacional para los ejemplares seguidos en Grazalema se ha situado entre los más altos descritos para la especie en hábitats forestales (consúltense Kurt 1968, Bramley 1970, Strandgaard 1972, von Berg 1978, Sémpéré 1979, Johnson 1984, Hinge 1986, Sémpere *et al.* 1986, Loudon 1987, Forde 1989, Jeppensen 1990), independientemente de la estación del año, y similar al de las poblaciones descritas por Cederlund (1983) en Suecia, Bideau *et al.* (1983b) y Vincent *et al.* (1983) en Francia y Thor (1989) en Alemania. Estas últimas poblaciones comparten con Grazalema el tener una densidad media-baja para el conjunto de la especie (entre 3 y 6,5 ejemplares/km²; véase el Capítulo 6) y el ocupar un hábitat forestal relativamente homogéneo extendido por varios cientos o miles de Ha. De estas poblaciones, las áreas de campeo más grandes se han encontrado en las poblaciones situadas en los hábitats que constituyen los límites en la distribución de la especie: el bosque boreal (Cederlund 1983) y la población de Grazalema aquí descrita.

Si se asume que el tamaño del área de campeo refleja directamente la disponibilidad de recursos tróficos en su interior (medida como cantidad de energía utilizable por unidad de superficie; Hosey 1974, Jackson 1980, Andersen 1991) en relación con los requerimientos individuales de energía (Harestad y Bunnell 1979), el mayor tamaño de las áreas de campeo en los límites del área de distribución de la especie podría estar indicando una menor calidad trófica del hábitat en el bosque boreal y Grazalema en relación con los medios que ocupan las restantes poblaciones forestales. Aunque este argumento ha sido utilizado por diversos autores en situaciones similares, como ha quedado expuesto en la Introducción, no parece razón suficiente para explicar los resultados de Grazalema, puesto que la disponibilidad de recursos tróficos parece más que suficiente (detalles en el Capítulo 5). Parece más razonable explicar los resultados obtenidos en relación con las condiciones climáticas imperantes, argumento esgrimido por Cederlund (1982 y 1983), o desde un punto de vista social, como se detallará más adelante.

La hipótesis acerca de la influencia de la estacionalidad sobre el tamaño del área de campeo no se ha visto confirmada por los resultados en este estudio. Esto induce a pensar que la interpretación del área de campeo en términos de disponibilidad de energía utilizable puede no ser más que una explicación parcial, y que otros factores también estarían implicados en su definición. Esta idea se puede apoyar en el hecho de que, en aquellas poblaciones de corzo donde se ha puesto de relieve un patrón estacional marcado, las tendencias observadas no siempre hayan coincidido (p.e. Sémpéré 1979, Janeau *et al.* 1981, Cederlund 1983, Bideau *et al.* 1983c, Vincent *et al.* 1983). La variabilidad inter e intraindividual en el tamaño del área de campeo detectada en nuestros resultados puede ser indicativa de la importancia que están teniendo los aspectos sociales en Grazalema, en detrimento de los tróficos y metabólicos.

La influencia del sexo no se ha revelado como condicionante sobre las áreas de campeo de los ejemplares en Grazalema, ni en lo referente a su tamaño, de acuerdo con la hipótesis propuesta inicialmente, ni en cuanto a su utilización. El hecho de que ambos sexos hayan mostrado respuestas similares en su comportamiento espacial permite descartar la posibilidad de que las eventuales diferencias en la explotación de los recursos tróficos entre ellos estén actuando a este nivel de selección, establecimiento y utilización de áreas de campeo. Se ha comprobado que en las poblaciones ibéricas de corzo no hay dimorfismo sexual en las estructuras anatómicas relacionadas con la alimentación (Fandos 1994), aunque queda abierta la posibilidad de que pueda existir un comportamiento diferente en la elección de los componentes de la dieta.

La posibilidad de que los corzos abandonen su área de campeo durante unos días, en el curso de excursiones de cierta envergadura, había sido recogida por Bideau *et al.* (1983c), quienes citaban el caso de un macho que, en primavera, se desplazó varios kilómetros de su área de campeo durante unos días, sin causa aparente, retornando tras la excursión para no volver a abandonarlo. Es destacable el hecho de que una de las hembras seguidas en nuestro estudio (Hembra 01) haya realizado excursiones similares en dos ocasiones. Mientras que la primera de tales excursiones podría ser explicada aludiendo al impacto derivado de su captura y marcaje un mes antes, no se ha identificado ninguna causa, anomalía o perturbación que sugiera una explicación al hecho de la segunda excursión, la más larga y duradera de las realizadas.

De acuerdo con la hipótesis planteada al inicio del estudio, la forma y utilización del área de campeo de los ejemplares de Grazalema ha sido similar a la descrita en otras poblaciones forestales (p.e. Bideau *et al.* 1983b, Vincent *et al.* 1983, Cederlund 1983).

La fragmentación ha sido excepcional y el patrón de utilización se ha caracterizado por la concentración de la mayor parte de la actividad en aproximadamente la cuarta parte de la superficie total del área de campeo estacional, sin diferencias entre los sexos. Las ventajas de la concentración de la actividad en una parte del área de campeo se han expresado en términos de éxito reproductivo, por cuanto se disminuyen los costes energéticos relacionados con la alimentación y, en el caso de las hembras, se reduce el tiempo que están alejadas de las crías e indirectamente la vulnerabilidad de éstas (p.e. Moen 1973, Orians y Pearson 1979, Kie *et al.* 1991, Loft *et al.* 1993). Parece consecuente suponer que razones similares puedan explicar dicho comportamiento para el caso del corzo.

El campeo diario de los corzos seguidos en Grazalema se ha caracterizado por una notable variabilidad interindividual. Esto no ha impedido que el tamaño medio de las áreas de campeo diario haya sido similar al encontrado en otras poblaciones forestales (Cederlund 1983, Bideau *et al.* 1983c, Vincent *et al.* 1983, Thor 1989). No obstante, dado el mayor tamaño relativo de las áreas de campeo estacionales en Grazalema con respecto a otras poblaciones, la proporción del área de campeo estacional recorrida diariamente ha sido bastante menor en nuestros ejemplares que en los de otras poblaciones (p.e. Gent 1983, Thor 1989) y ha coincidido con el observado en el bosque boreal de Suecia por Cederlund (1983). Esto puede sugerir que las condiciones ambientales en las zonas limítrofes en la distribución de la especie no están actuando sobre el comportamiento de los ejemplares a corto plazo (puesto que la superficie recorrida diariamente en Suecia y Grazalema es similar a la de otras poblaciones forestales situadas en la zona central del área de distribución, como p.e. Bideau *et al.* 1983c, Vincent *et al.* 1983, Thor 1989), sino que actúan condicionando el comportamiento espacial a medio plazo, en concreto imponiendo áreas de campeo estacionales mayores, posiblemente para hacer frente a una mayor incertidumbre estacional en la disponibilidad de recursos, así como para minimizar la competencia intraespecífica.

En las poblaciones más septentrionales se ha comprobado que la zona de campeo diario varía de acuerdo con los cambios estacionales que afectan al área de campeo en su conjunto, lo que se ha interpretado como una respuesta directa a la variación disponibilidad de nutrientes (Cederlund 1983). En Grazalema, sin embargo, esta situación no se ha reflejado tan fielmente. Esta circunstancia viene a apoyar el argumento ya expuesto de que aquí no está actuando de manera tan determinante la disponibilidad de recursos tróficos.

En general, se viene argumentando que los corzos son estables geográficamente (p.e. Kurt 1968, Bramley 1970, Janeau *et al.* 1981, Sémpéré 1982a, Bideau *et al.* 1983b, Cederlund 1983, Vincent *et al.* 1983, Cibien 1984, Maublanc 1986). Los resultados registrados en Grazalema permiten matizar dicha afirmación, en el sentido de que, si bien efectivamente son bastante estables en cuanto a la ubicación geográfica de su área de campeo estacional, no lo han sido tanto en cuanto a su utilización en diferentes estaciones ni a nivel de sus recorridos diarios.

Mientras en general la fidelidad se ha mantenido elevada entre las áreas de campeo estacionales, no ha sucedido lo mismo entre las áreas nucleares. Esto puede atribuirse a que se produzca un desplazamiento interno en la utilización del área de campeo entre estaciones sucesivas, manteniendo el ejemplar la ubicación de su ACE en el mismo entorno que le es ya familiar. Por otra parte, la similitud en el campeo diario entre días sucesivos también ha sido baja, apenas afectando a un tercio de la superficie recorrida. Los requerimientos tróficos de la especie no favorecen, desde el punto de vista de su rendimiento energético, la realización de grandes desplazamientos para la obtención del alimento (consultar Matrai y Kabai 1989). En concordancia con esto, los resultados observados en Grazalema sugieren la posibilidad de que el animal vaya explotando su área de campeo por parches, de acuerdo con lo que se esperaría de un animal que selecciona alimento de alta calidad (véase el Capítulo 3). De la misma manera, los resultados inducen a pensar que pudiera existir una utilización diferente del área de campeo entre estaciones, más que un desplazamiento del animal en sí para establecer su área en otra zona diferente.

Quedaría pendiente por analizar si éste es un comportamiento característico en la especie, en cuyo caso sería la respuesta de una estrategia de utilización de los recursos basada en la posesión de áreas de campeo lo suficientemente grandes como para contemplar su utilización diferencial a lo largo del tiempo sin necesidad de afrontar desplazamientos a entornos menos o nada familiares, o bien si es una respuesta particular de los ejemplares de Grazalema a las circunstancias ambientales específicas en las que se encuentra la población, en cuyo caso podríamos hablar de un caso de ajuste ecológico.

Nuestros resultados han confirmado que las relaciones espaciales son dependientes del sexo de los ejemplares implicados y que están condicionadas por la época del año. Sin embargo, han diferido en las tendencias registradas en comparación con otras poblaciones (véase Introducción). Este hecho adquiere especial relevancia al

interpretar tales tendencias en relación con el ciclo reproductor de la especie y la dinámica estacional en la disponibilidad de recursos tróficos en la vegetación mediterránea (revisión en Miller 1981).

En los bosques templados europeos se considera que el uso del espacio del corzo en verano está probablemente más influido por factores sociales y por una movilidad innata muy alta que por patrones comportamentales fijos y por la necesidad de conservación de la energía, mientras que las comparativamente pequeñas áreas de campeo invernales implicarían que los aspectos energéticos son fundamentales en esa estación (p.e. Ellenberg 1978, Bideau *et al.* 1983b, Cederlund 1983, Johnson 1984, Thor 1989, Jeppensen 1990, Maublanc *et al.* 1991, Chapman *et al.* 1993). La coincidencia de la máxima disponibilidad de recursos tróficos en estos medios al inicio del verano y su paulatino decaimiento hasta los mínimos invernales avalan esta interpretación.

La situación se revela diferente en Grazalema. Los mayores niveles de asociación espacial entre las áreas de campeo se han detectado en el verano, con independencia del sexo de los ejemplares implicados. Nuestros resultados apuntan que, en este ecosistema mediterráneo, los condicionantes tróficos y energéticos son un aspecto fundamental en el uso del espacio en verano, por cuanto la dependencia del aporte de agua externo se torna imperiosa. El estado de estrés hídrico de la vegetación (véase la figura 2.2, página 16), que es un rasgo propio del clima mediterráneo, fuerza a los animales a acudir a beber con regularidad a los puntos que mantienen agua durante el verano. Este hecho ha sido observado regularmente y ha sido realizado por individuos de todas las clases de edad y sexo. La escasez y dispersión de los puntos de agua estivales debe imponer a los animales el compartir el espacio con algún tipo de segregación temporal en su utilización. Si esto fuera cierto, explicaría el elevado grado de solapamiento hallado en el verano, incluso en las áreas de campeo diario, en comparación con las otras dos estaciones.

Se deduce de nuestros resultados la necesidad de analizar si existe algún tipo de dependencia estacional en el comportamiento espacial de los ejemplares en relación con la ubicación de los puntos con agua permanente. Esta dependencia puede estar relacionada, además, con la densidad poblacional, y manifestarse mediante presión social y competencia intraespecífica. Asimismo, se hace necesario abordar el estudio de la influencia que tenga el parentesco entre los ejemplares sobre las relaciones espaciales en la población.

La territorialidad es el determinante fundamental de la utilización del espacio en el corzo adulto macho y se ha postulado su función como regulador del tamaño poblacional (consúltese Capítulo 3). En las especies territoriales estacionalmente, caso del corzo, las jerarquías de dominancia son aparentes en aquellas estaciones del año en que los animales no manifiestan el comportamiento territorial (Geiger y Kramer 1974, Poutsma 1987); en el caso del corzo la dominancia parece estar relacionada con la distancia del individuo a su territorio estival normal (Cederlund 1983). Habría que verificar si este tipo de respuesta es compatible con las condiciones de Grazalema o, si como creemos que puede ser más probable, se manifiesta a través de una utilización compartida del espacio, con segregación temporal en el uso y un comportamiento manifiestamente esquivo entre los individuos.

Se puede afirmar como conclusión que, aunque el comportamiento espacial en los ejemplares de Grazalema ha mostrado características comunes a otras poblaciones (ocupación heterogénea del área de campeo, estabilidad geográfica de los adultos, etc.) que podrían ser propias de la especie, cierta flexibilidad detectada, sobre todo en el comportamiento intraindividual y en las relaciones espaciales entre los ejemplares, podría constituir una respuesta de ajuste ecológico a las condiciones particulares de la RPNG.

Los resultados referentes a las relaciones espaciales interindividuales han revelado que, a pesar de que en algunos casos el grado de solapamiento espacial entre las áreas de campeo pueda llegar a ser elevado, tiende a producirse una notoria segregación en la utilización de dicho área, lo que podría estar indicando la existencia de un comportamiento de evitación espacial entre los ejemplares. La conjunción de este comportamiento de evitación espacial con el escaso gregarismo detectado (véase el Capítulo 6) sería indicativa de que un elevado nivel de competencia intraespecífica está afectado a esta población. Esta competencia intraespecífica se manifestaría con la mayor intensidad durante el verano, por coincidir en esta época la sequía estival y el estrés hídrico en la vegetación con la máxima demanda energética de los corzos (ligada al manifestaciones del comportamiento social y/o reproductivo).

7.5.- CONCLUSIONES

1.- El tamaño del área del área de campeo estacional de los corzos seguidos en Grazalema se encuadra entre los más elevados descritos para la especie.

2.- Ni la estacionalidad ni el sexo de los ejemplares han tenido una influencia significativa en dicho tamaño. Por otra parte, ambos sexos han mostrado respuestas similares en su comportamiento espacial en cuanto a la ubicación, tamaño, forma y utilización de las áreas de campeo.

3.- Los ejemplares estudiados han establecido áreas de campeo continuas en la práctica totalidad de las ocasiones. La fragmentación ha sido algo superior en lo referente al área nuclear, pero manteniéndose en niveles comparativamente bajos.

4.- Los corzos radiomarcados han concentrado sus actividades en aproximadamente la cuarta parte de su área de campeo estacional. No se han detectado diferencias significativas en este comportamiento ligadas al sexo o a la estación. Por otra parte, se ha comprobado que, a nivel intraindividual, el área nuclear responde fielmente a las variaciones que experimenta el área de campeo estacional, lo que puede atribuirse a un patrón de utilización común para ambos parámetros.

5.- La zona de campeo diario en los ejemplares estudiados ha supuesto, en promedio, la quinta parte de su área de campeo estacional. No obstante, hay que reseñar la elevada variabilidad interindividual detectada en este parámetro. En comparación con el tamaño del área de campeo estacional, y para ambos sexos, los mayores porcentajes relativos de campeo diario se han producido en primavera, y los menores en verano.

6.- Los ejemplares seguidos en Grazalema han mantenido un porcentaje elevado de estabilidad interestacional en la ubicación del área de campeo, manteniendo sus centros de actividad en puntos próximos. Sin embargo, el solapamiento ha sido mucho menor en lo referente al establecimiento del área nuclear, lo que se ha interpretado como una escasa fidelidad interestacional en la utilización del área de campeo.

7.- Las relaciones espaciales entre los ejemplares parecen regirse por un notable grado de solapamiento espacial en la ubicación geográfica de las áreas de campeo sobre el que se manifiesta un claro comportamiento de evitación entre los ejemplares. La tendencia a la separación entre los ejemplares es máxima durante febrero a mayo, coincidiendo con el periodo de nacimientos, y mínima entre junio y septiembre, coincidiendo con el periodo de celo y la sequía estival.

ANEXO 7.1.- Tamaño medio (Ha) del área de campeo estacional (ACE) para cada uno de los ejemplares seguidos. N: número de estaciones/ejemplar; nL: número medio de localizaciones/estación/ejemplar. MA90: media armónica para el 90% de las localizaciones. MPC: mínimo polígono convexo.

N	nL		MA90			MPC		
	\bar{x}	ET	\bar{x}	ET	Rango	\bar{x}	ET	Rango
Hembras:								
H01 6	27,3± 4,1		69,6±25,2		29-143	69,2±21,1		38-129
H04 5	49,2±10,1		87,6± 6,7		67- 99	93,5± 6,3		74-114
H07 3	32,2± 4,4		57,2±16,1		33- 87	54,0±14,6		31- 81
H08 3	26,3± 5,4		52,9±14,2		36- 81	56,9±24,0		27-104
Machos:								
M02 2	20,5± 3,5		37,6± 0,1		37- 38	39,6± 6,0		34- 46
M03 2	36,0±14,0		116,0± 4,0		112-121	98,5± 6,9		92-105
M05 3	36,7± 4,4		108,5±16,5		80-137	109,1±29,7		59-162
M06 3	35,7± 9,4		68,3±27,7		36-123	58,1±21,0		32-100
M09 3	24,3± 3,7		30,5± 4,8		21- 37	30,2± 6,5		17- 38

ANEXO 7.2.- Tamaño medio (Ha) del área nuclear (ANU) y porcentaje que supone respecto al área estacional (ANU/ACE) para cada uno de los ejemplares seguidos. N: número estaciones/ejemplar.

	N	ANU			ANU/ACE	
		\bar{x}	ET	Rango	\bar{x}	ET
Hembras						
H01	6	18,0	±11,0	4,4-51,0	25,6±3,8	
H04	5	21,6	± 2,6	17,5-31,7	24,6±2,1	
H07	3	15,6	± 2,4	11,1-19,2	29,2±3,7	
H08	3	15,5	± 5,2	7,6-25,2	28,3±3,6	
Machos						
M02	2	11,8	± 1,5	10,3-13,2	31,3±4,0	
M03	2	25,5	± 9,8	15,7-35,3	21,7±7,6	
M05	3	24,1	± 3,8	20,3-31,6	22,4±2,0	
M06	3	14,6	± 3,6	10,1-21,7	24,1±3,3	
M09	3	8,2	± 0,8	6,6- 9,3	27,4±2,2	

ANEXO 7.3.- Tamaño medio (Ha) de la zona de campeo diario (ZAD) para cada uno de los ejemplares. n: número de días/estaciones/corzo. Estación I: febrero a mayo. Estación II: junio a septiembre. Estación III: octubre a enero.

	Estación I			Estación II			Estación III		
	n	\bar{x}	ET	n	\bar{x}	ET	n	\bar{x}	ET
Hembras:									
H01	1	10,0		7	14,1	$\pm 4,5$	4	12,0	$\pm 6,5$
H04	4	7,5	$\pm 3,6$	7	8,0	$\pm 1,5$	5	16,9	$\pm 9,0$
H07	4	17,2	$\pm 5,8$	2	12,5	$\pm 1,3$	2	14,9	$\pm 7,8$
H08	2	15,3	$\pm 9,0$	2	10,4	$\pm 0,6$	1	19,0	
Machos:									
M05	4	22,3	$\pm 4,4$	8	23,0	$\pm 6,6$	4	18,0	$\pm 5,4$
M06	2	7,8	$\pm 2,3$	9	10,8	$\pm 2,1$	4	8,2	$\pm 1,0$
M09	3	8,8	$\pm 0,5$	3	6,7	$\pm 1,1$	2	6,1	$\pm 0,5$

ANEXO 7.4.- Porcentaje del área de campeo estacional recorrida diariamente (ZAD/ACE) para cada uno de los ejemplares seguidos. n: número de días/estaciones/corzo. Estación I: febrero a mayo. Estación II: junio a septiembre. Estación III: octubre a enero.

	Estación I			Estación II			Estación III		
	n	\bar{x}	ET	n	\bar{x}	ET	n	\bar{x}	ET
Hembras:									
H01	1	10,0		7	14,1	$\pm 4,5$	4	12,0	$\pm 6,5$
H04	4	7,5	$\pm 3,6$	7	8,0	$\pm 1,5$	5	16,9	$\pm 9,0$
H07	4	17,2	$\pm 5,8$	2	12,5	$\pm 1,3$	2	14,9	$\pm 7,8$
H08	2	15,3	$\pm 9,0$	2	10,4	$\pm 0,6$	1	19,0	
Machos:									
M05	4	22,3	$\pm 4,4$	8	23,0	$\pm 6,6$	4	18,0	$\pm 5,4$
M06	2	7,8	$\pm 2,3$	9	10,8	$\pm 2,1$	4	8,2	$\pm 1,0$
M09	3	8,8	$\pm 0,5$	3	6,7	$\pm 1,1$	2	6,1	$\pm 0,5$

ANEXO 7.5.- Fidelidad en la ubicación y utilización del área de campeo. Porcentajes de solapamiento entre áreas de campeo (FidACE), áreas nucleares (FidANU) y distancia entre los centros de actividad (FidCA) en estaciones sucesivas. Resultados para cada ejemplar. Estación I: febrero a mayo. Estación II: junio a septiembre. Estación III: octubre a enero.

		90 <u>I<II</u>	91 <u>III<I</u>	91 <u>I<II</u>	91 <u>II<III</u>	92 <u>III<I</u>	92 <u>I<II</u>	<u>x ± ET</u>
H01	FidACE	82,3			56,5	93,4	86,6	79,7 ± 8,1
	FidANU	49,4			0,0	83,3	51,8	46,1 ± 14,9
	FidCA	216,4	-	-	593,2	149,2	81,5	260,1 ± 114,4
H04	FidACE	46,5	60,5	56,9	91,5			63,9 ± 9,7
	FidANU	15,4	57,8	34,2	34,0			35,4 ± 7,5
	FidCA	602,7	356,1	473,1	104,0	-	-	384,0 ± 106,0
H07	FidACE					91,2	71,9	81,6 ± 9,7
	FidANU					56,6	20,6	38,6 ± 12,7
	FidCA	-	-	-	-	227,9	237,3	232,6 ± 4,7
H08	FidACE					77,4	89,5	83,5 ± 6,1
	FidANU					6,3	21,3	13,8 ± 5,3
	FidCA	-	-	-	-	425,2	88,7	257,0 ± 168,3
M02	FidACE	85,5						85,5
	FidANU	13,4						13,4
	FidCa	278,7	-	-	-	-	-	278,7
M03	FidACE	59,7						59,7
	FidANU	12,4						12,4
	FidCa	400,7	-	-	-	-	-	400,7
M05	FidACE				97,0	69,3		83,2 ± 13,9
	FidANU				32,0	51,0		41,5 ± 6,7
	FidCa	-	-	-	376,2	102,0	-	239,1 ± 137,1
M06	FidACE				90,7	89,0		89,9 ± 0,9
	FidANU				3,4	42,6		23,0 ± 13,9
	FidCa	-	-	-	403,8	112,3	-	258,1 ± 145,8
M09	FidACE					49,9	71,7	60,8 ± 10,9
	FidANU					39,8	34,3	37,1 ± 1,9
	FidCa	-	-	-	-	235,9	233,1	234,5 ± 1,4

CAPITULO 8. USO Y SELECCION DEL HABITAT

8.1.- INTRODUCCION

Una norma fundamental en la distribución de una especie es que su abundancia es mayor en unos hábitats que en otros (Andrewartha y Birch 1954, Tellería 1986, Morris 1987). A escala local este planteamiento es aplicable a las poblaciones, lo que ha llevado frecuentemente a analizar la hipótesis de si los animales utilizan el hábitat en proporción a su disponibilidad (p.e. Neu *et al.* 1974, Krausman 1978, Duncan 1983, Byers *et al.* 1984). En general, se considera que hay selección hacia un determinado componente o tipo de hábitat cuando su frecuencia de utilización es mayor que la que debería esperarse en función de su disponibilidad (Johnson 1980, Litvaitis *et al.* 1994).

A pesar de la insistencia sobre la necesidad de realizar análisis detallados sobre la selección del hábitat del corzo en medios forestales (p.e. Cederlund 1983, Costa 1992a), los trabajos realizados hasta el momento, particularmente en el área mediterránea, apenas lo habían contemplado. En este capítulo se pretende analizar el patrón de distribución espacial de la población de corzo en función de las características descriptivas del hábitat en la RPNG y estudiar los posibles comportamientos de selección hacia determinadas categorías del hábitat.

El análisis experimental coincide en los planteamientos y técnicas con los aplicados a otros cérvidos en situaciones similares (p.e. Chapman *et al.* 1994, Leach y Edge 1994). Un paso inicial en el análisis de la distribución espacial de una población, una vez comprobada la previsible falta de aleatoriedad en dicha distribución (véase Tellería 1986), consiste en seleccionar un conjunto de parámetros ("descriptores") del hábitat y estudiar las variaciones en la distribución de los animales en relación con dichos parámetros. Si se comprueba que la distribución de la población está determinada por ciertas características del hábitat, se hace necesario identificarlas y valorar su relevancia en la variabilidad observada en la distribución de los ejemplares. El siguiente paso se dirige a identificar posibles comportamientos de selección por parte de los corzos hacia determinados componentes del hábitat, comprobando cuáles son más utilizados y cuáles menos. Esto equivale a ordenar los tipos de hábitat de acuerdo a su utilización, y requiere la comparación de uso relativo entre todos ellos.

En el caso de que se detecte un comportamiento de selección hacia ciertos componentes y/o categorías del hábitat, este conocimiento será aplicado a la identificación de gradientes de calidad potencial del hábitat en la RPNG para el corzo.

Esto podrá permitir cartografiar la RPNG en términos de probabilidad de selección por parte de la población de corzos. Esta información puede ser útil para sugerir posibles tendencias de expansión tanto en Grazalema como en otras zonas con características ecológicas similares a ésta.

Se ha planteado la posibilidad de que el acceso al agua durante el verano sea un factor determinante en las relaciones espaciales entre los ejemplares de Grazalema (véase el Capítulo 7). Para intentar responder a esta cuestión, se analizará la influencia que pueda estar teniendo la ubicación de los puntos con agua permanente sobre la disposición espacial de los ejemplares a lo largo del año.

8.2.- METODOS

En los estudios de utilización del hábitat, la delimitación del área disponible¹, es uno de los factores que más puede condicionar el resultado final del análisis (Aebischer *et al.* 1993) y afectar a las conclusiones obtenidas (Johnson 1980, Porter y Church 1987). Para minimizar los posibles problemas de autocorrelación espacial derivados de las diferencias en intensidad de muestreo hacia unas zonas u otras de la RPNG, se ha optado por estimar la disponibilidad de hábitat a partir del muestreo aleatorio de un número de celdillas igual al de aquéllas que, por haber mostrado presencia efectiva de corzo en su interior, han servido de base para el cálculo del uso del hábitat (consúltense Marcum y Loftsgaarden 1980 y Litvaitis *et al.* 1994).

A partir de las observaciones directas (*ad libitum*) de ejemplares, se ha identificado la presencia de corzo en 214 de las 2956 celdillas de 100x100 m. en las que se ha considerado dividida la RPNG (detalles en los Capítulos 4 y 6). El análisis se ha basado en la comparación de las características descriptivas del hábitat en las celdillas con presencia contrastada de corzo con las características de otras 214 celdillas escogidas aleatoriamente (a partir de un programa informático propio, @ E.Collado, E.B. Doñana CSIC). Los descriptores y las categorías de hábitat utilizadas se resumen en la Tabla 8.1 (detalles en el Capítulo 5). La información se ha integrado con la ayuda de un sistema de información geográfica (IDRISI, Clark University, EEUU).

¹ *Disponibilidad* de un componente (hábitat) es su accesibilidad al consumidor. *Utilización* de un componente (hábitat) por el consumidor es la cantidad de ese componente utilizado en un periodo de tiempo determinado. *Selección* de un componente (hábitat) es un proceso en el cuál un animal está escogiendo dicho componente. La utilización de un componente (hábitat) se dice que es *selectiva* si el mismo esta siendo usado de forma desproporcionada a su disponibilidad (Litvaitis *et al.* 1994).

Tabla 8.1.- Variables descriptoras del hábitat y categorías definidas para la estimación de la disponibilidad de hábitat en la RPNG. Descripción detallada en el Capítulo 5.

Altitud (H): medida en metros sobre el nivel del mar. Categorías: H1 (< 500 m, altura mínima 305 m), H2 (501-700 m), H3 (701-900 m), H4 (901-1100 m), H5 (1101-1300 m), H6 (1301-1500 m) y H7 (> 1501 m, altura máxima: 1654 m).
Pendiente (P): Medida como porcentaje (una inclinación de 45° equivale a una pendiente del 100%). Categorías: P1 (< 5%), P2 (5-20%), P3 (21-60%), P4 (61-100%) y P5 (>100%).
Exposición (Ex): Medida en grados, categorías centradas ($\pm 45^\circ$) en la posición de los puntos cardinales y con su misma notación: este (E), norte (N), oeste (O) y sur (S).
Cobertura arbórea (AC): medida como porcentaje. Categorías AC0 (0%), AC1 (1-10%), AC2 (11-20%), AC3 (21-60%), AC4 (61-100%).
Número de especies de leñosas con porte arbóreo (NA): categorías NA0 (ausencia), NA1 (1-2 spp.), NA2 (3-4 spp.), NA3 (5-6 spp.) y NA4 (7-8 spp.).
Densidad arbórea (AD): medida como pies/Ha. Categorías AD1 (<25 pies/Ha), AD2 (25-75), AD3 (75-125), AD4 (125-175) y AD5 (>175).
Cobertura arbustiva (BC): medida como porcentaje. Categorías BC0 (0%), BC1 (1-10%), BC2 (11-20%), BC3 (21-60%), BC4 (61-100%).
Número de especies de leñosas con porte arbustivo (NB): categorías NB0 (ausencia), NB1 (1-4 spp.), NB2 (5-8 spp.), NB3 (9-12 spp.) y NB4 (>13 spp.).
Densidad arbustiva (BD): medida como pies/Ha. Categorías BD1 (<200 pies/Ha), BD2 (201-600), BD3 (601-1400), BD4 (1401-2800) y BD5 (>2800).
Cobertura subarbustiva (SC): medida como porcentaje. Categorías SC0 (0%), SC1 (1-10%), SC2 (11-20%), SC3 (21-60%), SC4 (61-100%).
Número de especies de leñosas con porte subarbustivo (NS): categorías NS0 (0-5 spp.), NS1 (6-10 spp.), NS2 (11-15 spp.), NS3 (16-20 spp.) y NS4 (>21 spp.).
Densidad subarbustiva (SD): medida como pies/Ha. Categorías SD1 (<900), SD2 (900-2100), SD3 (2100-4500), SD4 (4500-9300) y SD5 (>9300).
Estructura de la vegetación (ES): definida en grado creciente de complejidad. Categorías ES1, ES2, ES3, ES4, ES5 y ES6.
Número de especies de leñosas (NL): Número de especies de leñosas/Ha. Categorías: NL1 (<12 spp/Ha, número mínimo 8), NL2 (13-18), NL3 (19-24) y NL4 (> 25, máximo 31).
Comunidades vegetales (ComVeg): matorral espinoso xeroacántico (XE), pinsapar (PS), bosque de encinas y quejigos (EQ), encinar termomediterráneo (ET), alcornocal (AL), sabinar (SA), matorral esclerófilo (ME), matorral degradado (DG) y las transiciones XE-EQ, PS-EQ, EQ-ET, ET-SA, ME-SA, ET-DG, ME-DG y SA-DG.
Cobertura de ocultación (COc): Medido como porcentaje. Las categorías han sido COc1 (<5 %), COc2 (5-20%), COc3 (21-40%), COc4 (41-60%), COc5 (61-80%), COc6 (81-95%) y COc7 (> 95%).

8.2.1.- Análisis de la distribución espacial de la población en la RPNG

El método recomendado para analizar la relación entre la distribución de una población y una serie de descriptores del hábitat, a partir de datos de presencia/ausencia de los ejemplares, es la regresión logística (Manly *et al.* 1993; véase también Pauley *et al.* 1993). La regresión logística múltiple permite la predicción de un atributo binario (en este caso, la presencia/ausencia de corzo) a partir de un conjunto de otros atributos (en este caso, los parámetros descriptores del hábitat), los cuales pueden ser categóricos o continuos (James y McCulloch 1990).

El procedimiento es una modificación de la regresión múltiple para la situación en la que la variable respuesta (dependiente) Y es categórica y sólo puede tomar dos valores, 0 (ausencia) ó 1 (presencia). El método puede usarse tanto para predecir valores de la variable respuesta como para obtener información acerca de variables X particulares en relación con la variable dependiente. El procedimiento analiza si las diferencias entre las características de los lugares donde se ha detectado la presencia de los ejemplares son estadísticamente significativas de las de aquéllos en los que ésta no se ha detectado, asignando a cada variable el valor de su contribución a la variabilidad general y analizando la significación estadística de su peso relativo en el modelo general obtenido. La idoneidad del modelo es determinada mediante una prueba de bondad de ajuste bajo la hipótesis nula de que los datos pueden ser tratados correctamente mediante la regresión logística; la no significación estadística del modelo señala su idoneidad (Hosmer y Lemeshow 1989, en Pauley *et al.* 1993).

El planteamiento del estudio contemplaba analizar la influencia de las 16 variables descritas (véase la Tabla 8.1) y de sus interacciones sobre la distribución de la población. Sin embargo, los requerimientos matemáticos impuestos para la ejecución del análisis, derivados principalmente de la generación de numerosas variables provisionales ("dummy"), han limitado su realización. El modelo más completo que se ha podido analizar ha sido el que ha contemplado los efectos de 15 variables (excluida la comunidad de vegetación), sin considerar los efectos anidados derivados de sus interacciones (PROC CATMOD, SAS 1989).

8.2.2.- Selección de los tipos de hábitat

Se ha analizado mediante el método de Neu (Neu *et al.* 1974, Byers *et al.* 1984), que compara la frecuencia de uso observada con la esperada mediante una prueba de bondad de ajuste (Chi-cuadrado, X^2). La característica principal del método es que los valores esperados (es decir, las disponibilidades de recursos) se calculan *a priori*, mediante planimetría (p.e. Jenkins y Wright 1988; véase el Capítulo 5). No obstante, hemos preferido analizar la significación estadística de las diferencias entre el uso y la disponibilidad de hábitat mediante el estadístico G en sustitución del estadístico X^2 originalmente propuesto, puesto que cuando las proporciones de uso esperadas se conocen *a priori*, como es el caso para la disponibilidad de hábitat, la utilización del estadístico X^2 puede ser errónea (consúltese Jelinski 1991).

Uno de los problemas más reseñados en la aplicación del método de Neu es que los datos que son analizados no cumplen el criterio de independencia estadística (consultar Alldredge y Ratti 1986 y 1992). Esto sucede cuando se utiliza como frecuencia de uso el número de observaciones de ejemplares en cada categoría de hábitat, entre otras razones debido a la posibilidad de observación reiterada de un mismo ejemplar. Debido a este hecho, como ya ha quedado señalado, se ha optado por considerar los datos de presencia de corzo en las celdillas, en detrimento de la información sobre la frecuencia de observación de ejemplares en las mismas.

En los casos en que se ha detectado una diferencia significativa entre el uso y la disponibilidad del hábitat, se ha determinado qué categorías de la variable han sido seleccionadas positiva o negativamente. Para ello se han utilizado los intervalos de confianza de Bonferroni, cuya fórmula de cálculo (tomada de Alldredge y Ratti 1992) es:

$$p \pm Z_{\alpha/2k} \sqrt{p(1-p)/n}$$

siendo p : proporción de uso, n : número total de observaciones, k : número de categorías descriptoras del hábitat, α =nivel de significación estadística y Z : valor del estadístico de la curva normal.

Por último, se ha calculado el orden de preferencia en el uso de cada componente de hábitat mediante el índice D de Jacobs (Jacobs 1974):

$$D = (U_i - A_i) / (U_i + A_i - 2U_i A_i)$$

siendo U_i : proporción de uso, A_i : proporción de disponibilidad

cuyo valor oscila entre -1 y 0 cuando un biotopo es seleccionado de forma negativa (frecuencia de uso inferior a la que cabría esperar de acuerdo a su disponibilidad) y entre 0 y +1 cuando es seleccionado de forma positiva (frecuencia de uso superior respecto a la disponibilidad).

8.2.3.- Distancia a los puntos con agua permanente

La influencia que pueden tener los puntos con agua permanentes sobre el uso del hábitat en los ejemplares se ha analizado a partir de las posiciones de los ejemplares radiomarcados (detalles en el Capítulo 4). Esta aproximación permite relacionar de forma directa la respuesta detectada con variaciones en el comportamiento individual de los ejemplares.

Se ha calculado, mediante un programa informático de diseño propio (@ E. Collado, E.B.Doñana CSIC), la distancia lineal en metros de cada una de las localizaciones independientes hacia los puntos de agua permanentes identificados en la zona de estudio. Posteriormente se ha seleccionado, para cada posición, la menor de dichas distancias. Se ha analizado la variabilidad registrada en estos datos en función de la estacionalidad, el ejemplar y su interacción. Se ha excluido el macho M09 del análisis debido a que en las cercanías de su área de campeo discurre un arroyo que mantiene agua permanente en varios puntos de su recorrido, lo que dificultaba en la práctica la estimación adecuada de su influencia sobre el comportamiento espacio-temporal de dicho ejemplar.

8.2.4.- Zonificación de la calidad potencial del hábitat para el corzo en la RPNG

Si los resultados confirman que hay una respuesta de selección hacia ciertas categorías del hábitat, se elaborará el mapa de la calidad potencial del hábitat para la población. El método elegido se basa en el cálculo de un índice de calidad de hábitat ("ICH") para cada una de las celdillas en que se ha dividido el área de estudio. Este ICH será calculado a partir de las respuestas de selección (positivas, indiferentes o negativas) que se hayan identificado para cada categoría de hábitat (véase la Tabla 8.1), asignándole un valor que dependerá del sentido manifestado en la respuesta (valor 1: la categoría es seleccionada positivamente; valor 0: no se ha detectado selección; valor -1: la categoría es seleccionada negativamente). Teniendo en cuenta que se dispone de información sobre 16 descriptores del hábitat para cada celdilla (Capítulo 5), el rango de valores del ICH estará comprendido entre -16 (si la respuesta de selección es negativa para las 16 variables analizadas) y 16 (si la respuesta de selección es positiva para las 16 variables).

La distribución de frecuencias del ICH en la RPNG, asimilable a un gradiente de calidad potencial del hábitat, será la base de partida para establecer la zonificación del área de estudio. Se considerarán exclusivamente tres categorías, denominadas respectivamente zonas de alta, media y baja calidad. Su delimitación se realizará de acuerdo con los siguientes criterios: Zona de alta calidad, definida por las celdillas que aglutinan el 25% de los valores más altos de ICH; Zona de baja calidad: *idem*, para el 25% de los valores más bajos de ICH; Zona de calidad media: el resto). El hecho de que ICH sea una variable discreta impone que la ordenación de las celdillas sea por tramos y no de forma continua, por lo que se considerará el mejor ajuste de los valores reales a los porcentajes señalados.

En el caso de que se compruebe que algunos de los descriptores del hábitat han tenido una mayor influencia que los restantes sobre la distribución espacial de los ejemplares de corzo, se calculará un segundo índice de calidad ("ICS"), de forma similar al anterior pero considerando únicamente esas variables principales que expliquen la mayor variabilidad en la distribución espacial observada.

La comparación de los resultados de zonificación de la calidad potencial del hábitat obtenidos mediante el empleo de uno u otro índice permitirá cuantificar las diferencias en la información derivadas de la utilización de uno u otro método.

8.3.- RESULTADOS

8.3.1.- Análisis de la distribución espacial de los ejemplares en la RPNG

Como se había previsto, la distribución espacial de los ejemplares no ha seguido un patrón aleatorio sino contagioso [número medio de ejemplares/unidad de muestreo= 0,173; varianza= 0.485; índice de dispersión (media/varianza) = 2.805]. Esta información sugiere una respuesta diferencial en la distribución espacial de los corzos ante ciertos descriptores del hábitat. La pendiente, las coberturas arbórea y arbustiva, la densidad arbórea y la estructura de la vegetación han sido los descriptores del hábitat que han explicado la mayor parte de la variabilidad observada en la distribución de los ejemplares. La falta de significación obtenida en el coeficiente de ajuste del modelo confirmó la idoneidad del ajuste del modelo a los datos (Tabla 8.2).

Tabla 8.2.- Análisis de la bondad de ajuste al modelo (basado en la regresión logística) para los efectos de las variables descriptoras del hábitat sobre la presencia de corzo en los muestreos (PROC CATMOD, estimación de máxima probabilidad). Todas las variables fueron tratadas como categóricas, excepto altitud, pendiente, diversidad de leñosas y cobertura de ocultación. CAM: coeficiente de ajuste del modelo ("Likelihood ratio"). gl: grados de libertad.

Variable	gl	χ^2	p	
Altitud	1	0,78	0,3770	
Pendiente	1	11,70	0,0006	***
Exposición	1	0,33	0,5628	
Cobertura arbórea	1	4,40	0,0359	*
Número leñosas estr. arbóreo	1	3,49	0,0618	
Densidad arbórea	1	4,42	0,0355	*
Número leñosas est. arbustivo	1	0,45	0,5030	
Cobertura arbustiva	1	11,25	0,0008	***
Densidad arbustiva	1	0,18	0,6713	
Número leñosas est. subarbustivo	1	1,31	0,2529	
Cobertura subarb.	1	0,02	0,8958	
Densidad subarb.	1	0,89	0,3464	
Estructura vegetación	5	22,61	0,0004	***
Número de leñosas	1	0,20	0,6516	
Cobertura de ocultación	1	0,01	0,9383	
Constante	1	2,71	0,0995	
CAM	408	376,88	0,8633	

A tenor de la información anterior, se han calculado los coeficientes de ajuste del modelo exclusivamente para las variables que han resultado estadísticamente significativas en la explicación de la variabilidad detectada (Tabla 8.3).

Tabla 8.3.- Coeficientes y errores estándares para el modelo ajustado a los datos de presencia de corzo en la RPNG. CAM: coeficiente de ajuste del modelo ("Likelihood ratio"). gl: grados de libertad.

Variable	Coeficiente	ET	X ²	p
Pendiente	0,0180	0,0056	10,56	0,0012
Cobertura arbórea	-0,6521	0,1979	10,86	0,0010
Densidad arbórea	0,0063	0,0028	5,12	0,0236
Cobertura arbustiva	-3,1023	0,6061	26,20	0,0001
Estructura	-1,7251	1,0778	2,56	0,1095
	-2,7781	1,1916	5,44	0,0197
	-3,1962	0,5939	28,96	0,0001
	1,0873	0,3763	8,35	0,0039
	3,0387	0,8887	11,69	0,0006
Constante	8,7847	1,7105	26,38	0,0001
CAM	gl=342		334,03	0,6109

8.3.2.- Selección de hábitat

El uso del hábitat ha sido significativamente diferente de la disponibilidad ofertada, lo que ha evidenciado un comportamiento claro de selección hacia ciertas categorías de cada variable descriptora por parte de los corzos de Grazalema (Tabla 8.4).

En relación con las variables topográficas, los corzos ha mostrado un rechazo significativo hacia las exposiciones sureñas, las alturas inferiores a 700 m y superiores a 1100 m, las pendientes fuertes (superiores al 60%) y una selección positiva hacia áreas con alturas intermedias (700-900 m) y pendientes suaves (5-20%).

Respecto a la vegetación, el comportamiento ha sido muy selectivo hacia el incremento en la riqueza subarbusiva, en detrimento de la importancia de la composición del matorral arbustivo o del incremento en la riqueza arbórea. Se ha detectado un evidente rechazo hacia las áreas con poca densidad de matorral y un comportamiento selectivo hacia la alta densidad de vegetación para los tres estratos definidos, que se corresponde con la selección hacia los niveles más altos de cobertura de matorral y hacia las estructuras vegetales más complejas. El bosque mixto de encinas y quejigos (EQ) ha sido la comunidad vegetal más utilizada, junto con otras comunidades de transición. Hay un notorio rechazo hacia las comunidades degradadas (DG) y hacia el matorral espinoso xeroacántico (XE), éste último desarrollado en condiciones topográficas muy poco atractivas para la población.

La importancia del nivel de protección del hábitat queda recogida en la fuerte selección hacia los niveles más altos de cobertura de ocultación (> 61%) y en el rechazo de los restantes (Tabla 8.4).

Tabla 8.4.- Disponibilidad, uso e índices de selección para diferentes descriptores del hábitat en la RPNG. Disp.: disponibilidad (%). Uso: proporción de uso (%). IB: intervalos de Bonferroni; D: índice de Jacobs; NU y el valor -1,00 indican que el componente de hábitat está disponible pero que no ha sido utilizado. +: selección positiva. -: selección negativa. (+/-): $p < 0,05$; (++)/-: $p < 0,01$; (+++/-): $p < 0,001$. ns: no significativo. Descripción detallada de las categorías en la tabla 8.1

Categorías	Disp.	Uso	IB	D	
H1	7,5	0,5	---	-0,88	
H2	17,8	4,7	---	-0,63	
H3	34,6	69,2	+++	0,62	
H4	23,4	24,3	ns	0,02	
H5	11,7	0,9	---	-0,87	
H6	4,2	0,5	---	-0,79	ALTITUD (H):
H7	0,9	0,0	NU	-1,00	G=29,53 gl=6 $p < 0,001$
P1	1,4	2,3	ns	0,25	
P2	10,7	23,8	+++	0,45	
P3	63,6	64,5	ns	-0,02	PENDIENTE (P):
P4	20,1	8,9	---	-0,44	G=35,40 gl=4 $p < 0,001$
P5	4,2	0,5	---	-0,79	
E	28,0	33,2	ns	0,12	
N	25,2	30,4	ns	0,13	EXPOSICION:
O	22,9	20,6	ns	-0,07	G=31,64 gl=3 $p < 0,001$
S	23,8	15,9	--	-0,25	
AC0	17,3	1,4	---	-0,87	
AC1	17,8	12,1	-	-0,22	
AC2	8,9	29,4	+++	0,62	COBERTURA ARBOREA (AC):
AC3	23,4	20,1	ns	-0,10	G=48,44 gl=4 $p < 0,001$
AC4	32,7	36,9	ns	0,09	
NA0	17,3	1,4	---	-0,87	
NA1	27,1	40,7	+++	0,29	
NA2	38,3	38,3	ns	0,00	NUMERO LEÑOSAS ARBOREAS (NA):
NA3	11,7	9,8	ns	-0,10	G=38,16 gl=4, $p < 0,001$
NA4	5,6	9,8	ns	0,29	
AD1	41,1	37,4	ns	-0,08	
AD2	15,0	15,9	ns	0,03	
AD3	6,5	5,6	ns	-0,08	DENSIDAD ARBOREA (AD):
AD4	10,7	31,3	+++	0,58	G=48,34 gl=4 $p < 0,001$
AD5	26,6	9,8	---	-0,54	
BC0	0,5	0,0	NU	-1,00	
BC1	25,2	0,9	---	-0,95	
BC2	32,7	16,8	---	-0,41	COBERTURA ARBUSTIVA (BC):
BC3	10,7	7,5	ns	-0,19	G=32,20 gl=4 $p < 0,001$
BC4	30,8	74,8	+++	0,74	
NB0	0,5	0,0	NU	-1,00	
NB1	48,1	42,5	ns	-0,11	
NB2	43,0	42,5	ns	-0,01	NUMERO LEÑOSAS ARBUSTIVAS (NB):
NB3	2,8	5,1	ns	0,30	G=36,34 gl=4, $p < 0,001$
NB4	5,6	9,8	ns	0,29	

Tabla 8.4. Continuación.

BD1	28,0	1,4	---	-0,93	
BD2	34,6	16,4	---	-0,46	
BD3	9,8	18,2	++	0,34	
BD4	19,2	49,1	+++	0,60	DENSIDAD ARBUSTIVA (BD):
BD5	8,4	15,0	+	0,32	G=53,24 gl=4 p<0,001
SC0	-	-			
SC1	-	-			
SC2	3,3	0,5	---	-0,74	
SC3	33,2	9,3	---	-0,66	COBERTURA SUBARBUSTIVA (SC):
SC4	63,6	90,2	+++	0,68	G=16,62 gl=2 p<0,001
NS0	--	--			
NS1	11,2	0,5	---	-0,92	
NS2	56,5	29,0	---	-0,52	
NS3	13,1	30,4	+++	0,49	N. LEÑOSAS SUBARBUSTIVAS (NS):
NS4	19,2	40,2	+++	0,48	G=42,30 gl=3 p<0,001
SD1	3,3	0,0	NU	-1,00	
SD2	3,7	0,0	NU	-1,00	
SD3	35,0	9,8	---	-0,66	
SD4	53,3	75,7	+++	0,46	DENSIDAD SUBARBUSTIVA (SD):
SD5	4,7	14,5	+++	0,55	G=37,46 gl=4 p<0,001
ES1	2,3	0,5	---	-0,65	
ES2	16,8	0,9	---	-0,91	
ES3	14,5	14,5	ns	0,00	
ES4	33,2	9,3	---	-0,66	
ES5	20,1	46,3	+++	0,55	ESTRUCTURA VEGETAL (ES):
ES6	13,1	28,5	+++	0,45	G=47,70 gl=5 p<0,001
NL1	22,0	2,3	---	-0,85	
NL2	53,3	47,2	ns	-0,12	
NL3	6,1	13,6	++	0,42	NUMERO DE LEÑOSAS (NL):
NL4	18,7	36,9	+++	0,44	G=40,80 gl=3 p<0,001
XE	4,2	0,0	NU	-1,00	
PS	15,9	1,9	---	-0,81	
EQ	15,9	46,7	+++	0,65	
ET	14,5	0,9	---	-0,90	
SA	5,6	1,4	---	-0,61	
AL	0,5	0,9	ns	0,29	
ME	4,7	0,0	NU	-1,00	
DG	2,3	0,5	---	-0,65	
XE-EQ	4,2	0,0	NU	-1,00	
PS-EQ	2,3	3,3	ns	0,18	
EQ-ET	4,7	14,0	+++	0,53	
ET-SA	3,7	10,3	+	0,50	
ME-SA	0,5	5,1	+	0,83	
ET-DG	4,7	0,0	NU	-1,00	
ME-DG	3,3	0,5	---	-0,74	COMUNIDAD VEGETAL:
SA-DG	13,1	14,5	ns	0,06	G=137,15 gl=15 p<0,001
COc1	32,2	1,4	---	-0,94	
COc2	7,9	14,0	ns	0,31	
COc3	22,9	8,9	---	-0,50	
COc4	9,3	11,7	ns	0,13	
COc5	7,9	21,5	+++	0,52	
COc6	6,5	13,6	+	0,39	COBERTURA OCULTACION (COc):
COc7	13,1	29,0	+++	0,46	G=75,38 gl=6 p<0,001

8.3.3.- Distancia a los puntos con agua permanente

La distancia de los ejemplares radiomarcados a los puntos con agua permanente (Tabla 8.5) se ha mostrado dependiente del ejemplar y de la estación del año (PROC GLM, $F_{22,1498}=41,74$, $p<0,0001$. Tabla 8.6). Se ha comprobado, para todos los ejemplares, que las distancias disminuyen durante la estación II (junio a septiembre). Esta situación indica que, durante esta estación, se produce un mayor agrupamiento de las localizaciones animales en torno a los puntos de agua (Figura 8.1).

Tabla 8.5.- Distancias medias (\pm ET) estacionales de las localizaciones de cada ejemplar al punto con agua permanente más cercano. Estación I: febrero a mayo. Estación II: junio a septiembre. Estación III: octubre a enero. (n): tamaño muestral. Datos expresados en metros.

Ejemplar	Estación I			Estación II			Estación III		
	n	\bar{x}	ET	n	\bar{x}	ET	n	\bar{x}	ET
H01	(44)	954 \pm 25		(139)	668 \pm 37		(102)	927 \pm 45	
M02				(25)	453 \pm 31		(17)	739 \pm 56	
M03	(3)	682 \pm 81		(23)	495 \pm 42		(58)	678 \pm 28	
H04	(133)	704 \pm 17		(112)	634 \pm 18		(117)	713 \pm 20	
M05	(48)	410 \pm 29		(100)	375 \pm 21		(75)	439 \pm 20	
M06	(27)	409 \pm 30		(90)	337 \pm 18		(76)	353 \pm 24	
H07	(49)	269 \pm 17		(41)	236 \pm 17		(79)	343 \pm 24	
H08	(47)	322 \pm 31		(26)	316 \pm 30		(68)	591 \pm 32	
GLOBAL	(351)	561 \pm 15		(556)	497 \pm 13		(592)	603 \pm 4	

Tabla 8.6.- Análisis de la variabilidad en la distancia de las posiciones de los corzos radiomarcados al punto con agua permanente más cercano en función del ejemplar y de la estación. n= 1499. gl= grados de libertad; SC: suma de cuadrados. F: valor del estadístico F. p: nivel de probabilidad.

Efecto	gl	SC	F	p
Modelo	22	57,62	41,74	0,0001
EJEMPLAR	7	30,82	70,17	0,0001
ESTACION	2	4,31	34,37	0,0001
EJEMPLAR*ESTACION	13	4,51	5,53	0,0001
Error	1476	92,60		

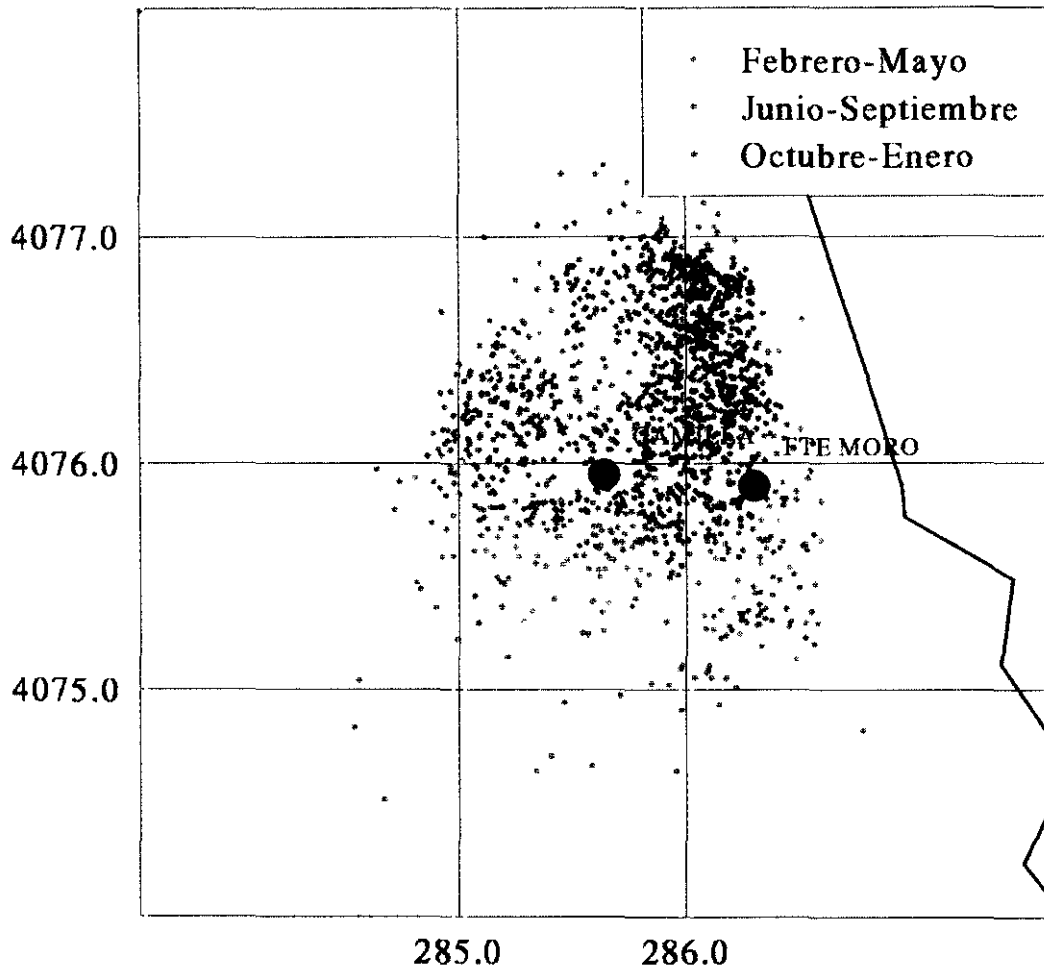


Figura 8.1.- Distribución estacional de las posiciones de los ejemplares radiomarcados en relación con los puntos con agua permanente más cercanos a ellos.

8.3.4.- Zonificación de la calidad potencial del hábitat en la RPNG.

Se han elaborado dos índices de calidad del hábitat para la RPNG, uno en función de las 16 variables utilizadas en la descripción del hábitat (índice ICH), y otro considerando únicamente las variables que han explicado la mayor parte de la variabilidad observada en la distribución de la especie (pendiente, cobertura arbórea, cobertura arbustiva, densidad arbórea y estructura de la vegetación), junto con la comunidad de vegetación (índice ICS).

El índice ICH ha oscilado entre -13 y +13 ($n=2956$, $\bar{x}=-1,3 \pm 0,15$), de acuerdo con la distribución de frecuencias recogida en el Mapa 8.1. En función de este índice, se han considerado como a) zonas de alta calidad potencial de hábitat para el corzo a aquellas con valores de ICH 7 a 13 (24,1% de la superficie de la RPNG), b) zonas de baja calidad potencial de hábitat a aquellas con valores comprendidos entre -13 y -9 (26,8% de la RPNG) y c) zonas de calidad potencial media a los valores de ICH restantes (49,1% de la RPNG) (Mapa 8.2).

El índice ICS ha oscilado entre -5 y 5 ($n=2956$, $\bar{x}=-1,07 \pm 0,06$). Su distribución de frecuencias se presenta en el Mapa 8.3. Las zonas de alta calidad potencial para este índice han sido definidas por los valores 2 a 5 (23,0% de la RPNG), las zonas de baja calidad por los valores -5 y -4 (27,6% de la RPNG) y como zonas de calidad media se han catalogado los restantes valores (49,4% de la RPNG) (Mapa 8.4).

Para analizar el papel que pueda tener la elección de uno u otro índice sobre el gradiente de calidad potencial de hábitat obtenido, se han comparado los valores de los dos índices considerados. Como cabría esperar, la correlación entre ambos índices ha sido elevada (PROC CORR SPEARMAN, $ICH*ICS$, $n=2956$, $r_s=0,9047$, $p<0,001$). Sin embargo, parece más razonable centrar el análisis en las diferencias en que se incurre en la utilización de uno u otro método, es decir, medir la importancia de la discrepancia entre ambos métodos a la hora de adscribir una celdilla concreta a una zona de calidad u otra. En la Tabla 8.7 se presenta la tabla de contingencia para ambos índices.

225

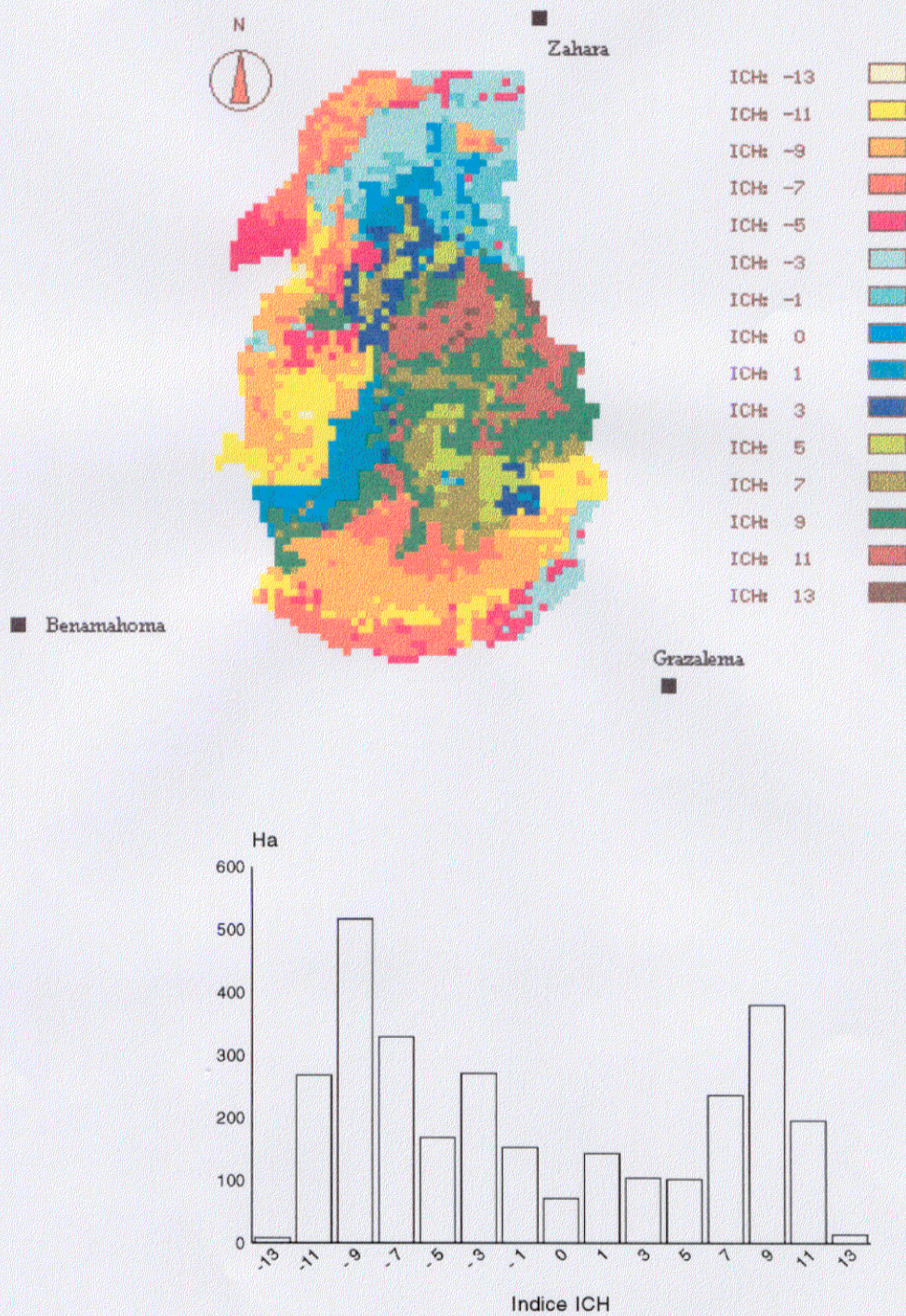
Para cuantificar las diferencias entre ambos índices, (1) se han ordenado las celdillas por rangos, de acuerdo con el valor que tienen para cada índice, en una serie para ICH y otra para ICS y (2) se ha comparado la posición de orden de cada celdilla concreta en cada serie; para ello se ha cuantificando la distancia (medida como "celdillas de distancia") entre el puesto de la celdilla en cada serie. El hecho de que los índices ICH e ICS sean variables discretas supone el que cada celdilla no tiene una posición fija, sino que se adscribe dentro de un conjunto de ellas identificado por el hecho de que todas sus componentes presentan el mismo valor del índice. Por lo tanto, la comparación entre las series se ha realizado midiendo, para cada una de las 2956 celdillas de la RPNG, la distancia que hay (en número de posiciones) entre las posiciones centrales de los rangos a los que pertenece dicha celdilla en función de cada índice.

La diferencia media en la ubicación de las celdillas utilizando uno u otro índice ha sido $322 \pm 5,3$ (rango: 0-1504) posiciones (=celdillas), que respecto al número absoluto (2956 celdillas) supone el 10,9% (datos para cada celdilla en el Mapa 8.5).

Se puede concluir que, a la hora de definir zonas de calidad potencial de hábitat para el corzo dentro de la RPNG, los índices ICH e ICS han presentado un 74,3% de coincidencia; es decir, 2196 de las celdillas de la RPNG han sido adscritas a la misma zona de alta, media o baja calidad en ambas ocasiones. Es reseñable que en ningún caso se hayan identificado tendencias opuestas (alta vs. baja calidad) en una misma celdilla (Tabla 8.8 y Mapa 8.6).

Tabla 8.8.- Adscripción de las celdillas a cada clase de calidad potencial de hábitat en función de los índices ICH e ICS.

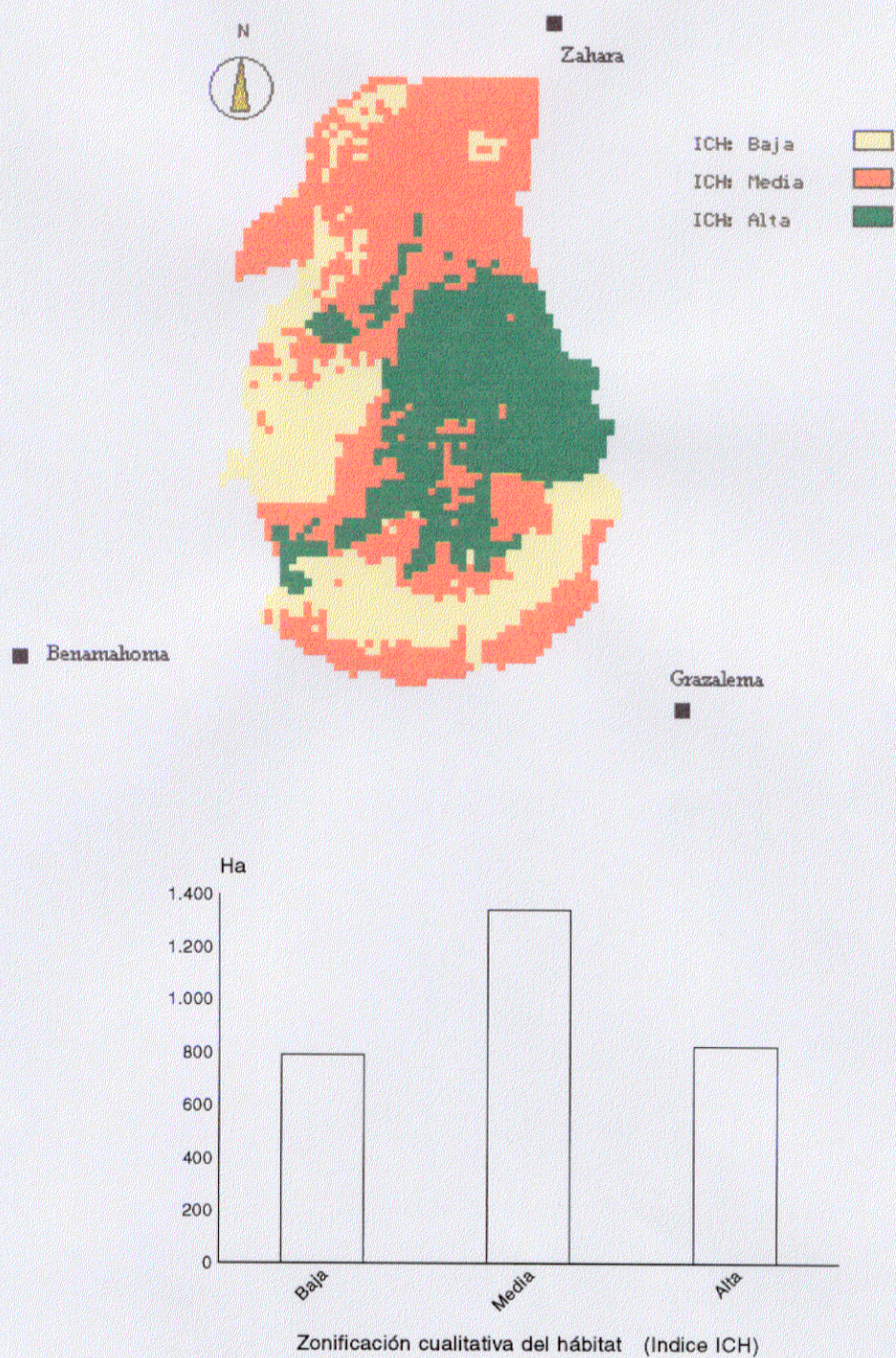
		índice ICS			Total	%
Calidad:		baja	media	alta		
ICH	baja	524	268	0	792	(26,8)
	media	291	1006	154	1451	(49,1)
	alta	0	47	666	713	(24,1)
	Total:	815	1321	820		
(%)		(27,6)	(44,7)	(27,7)		



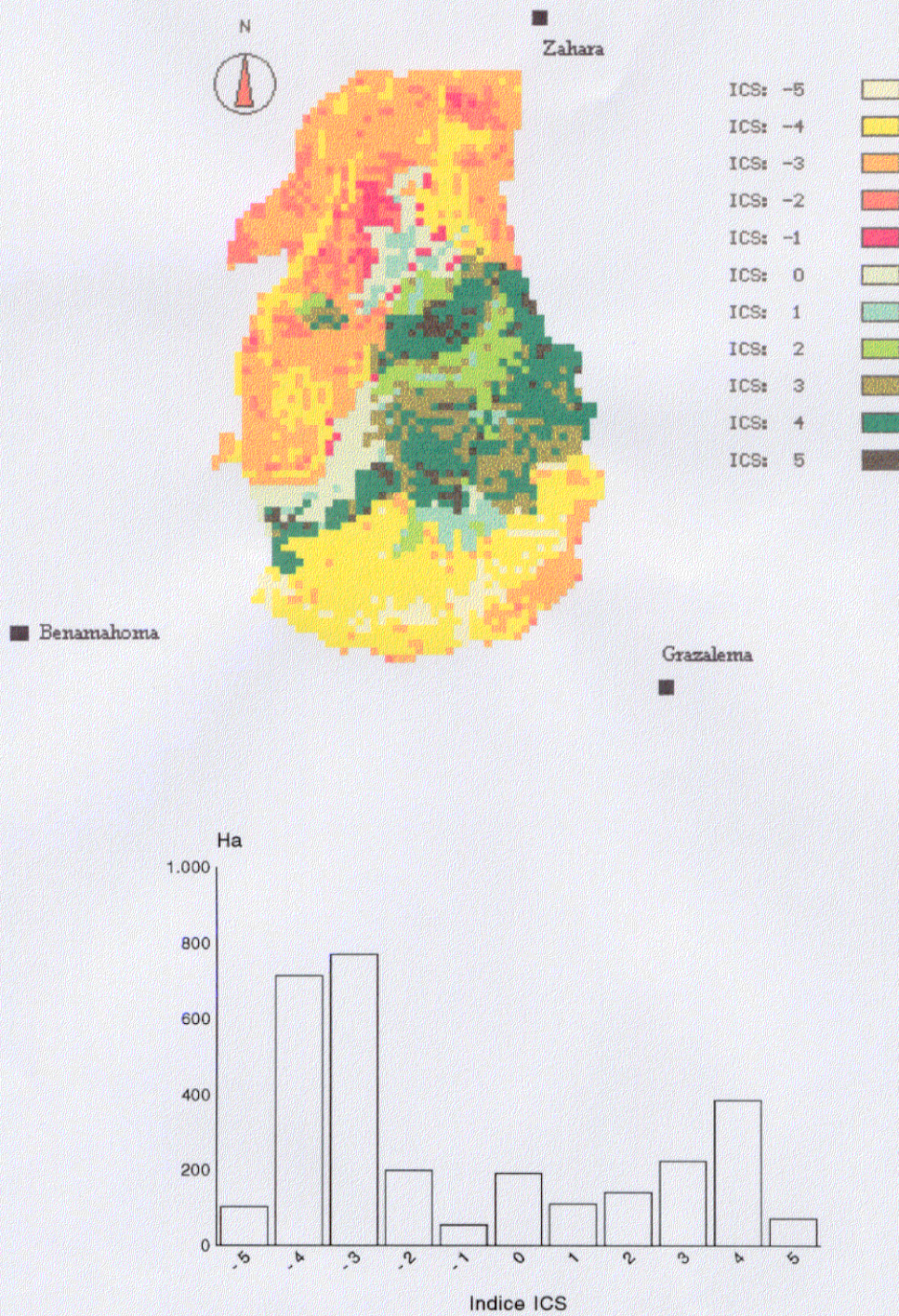
Mapa 9.1.- Gradiente de calidad potencial del hábitat para el corzo en función del índice ICH, estimado a partir de la respuesta de selección hacia los 16 descriptores del hábitat definidos en la RPNG.

1. The first part of the paper discusses the importance of the study of the history of the English language.

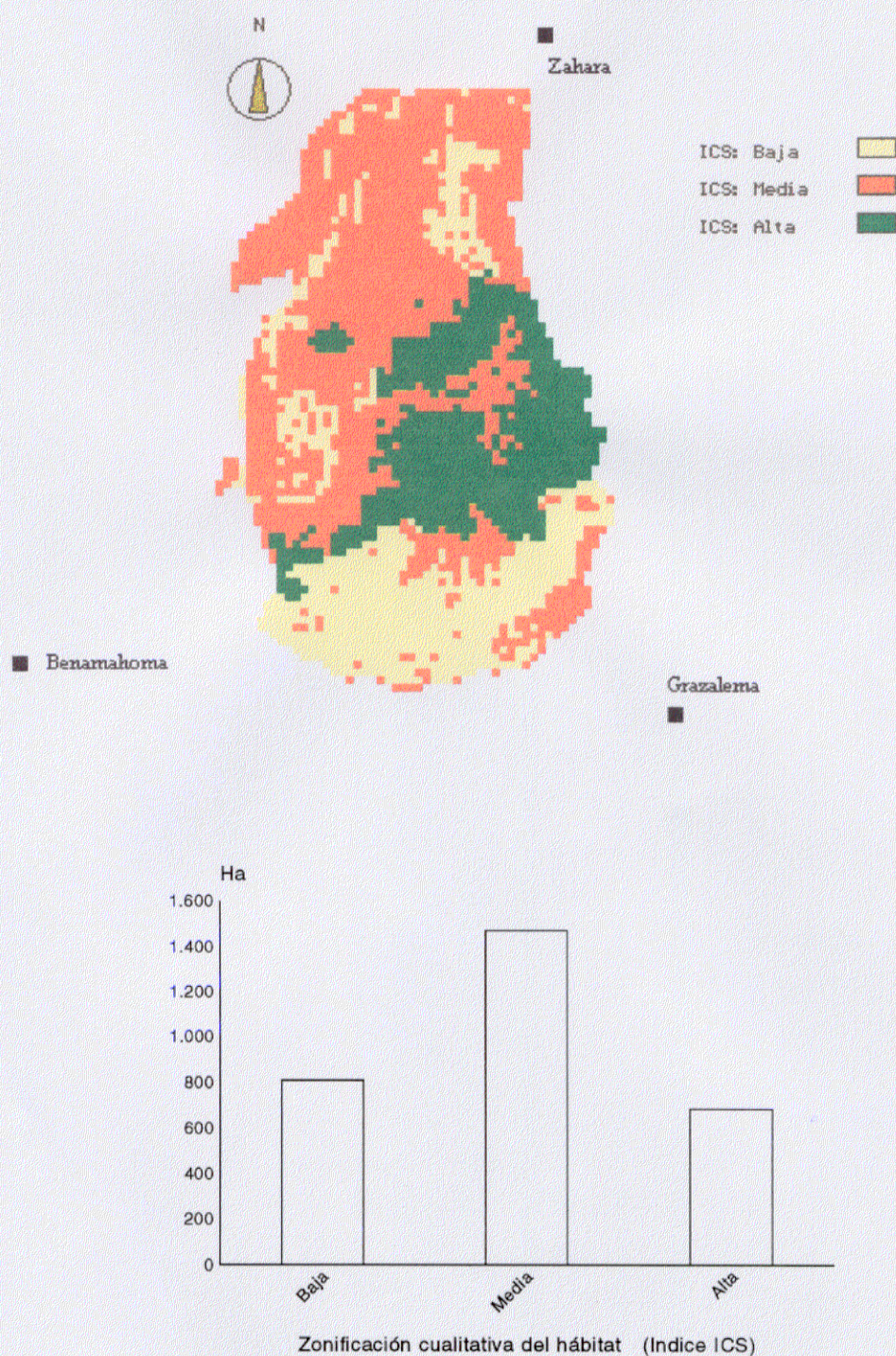
2. The second part of the paper discusses the importance of the study of the history of the English language.



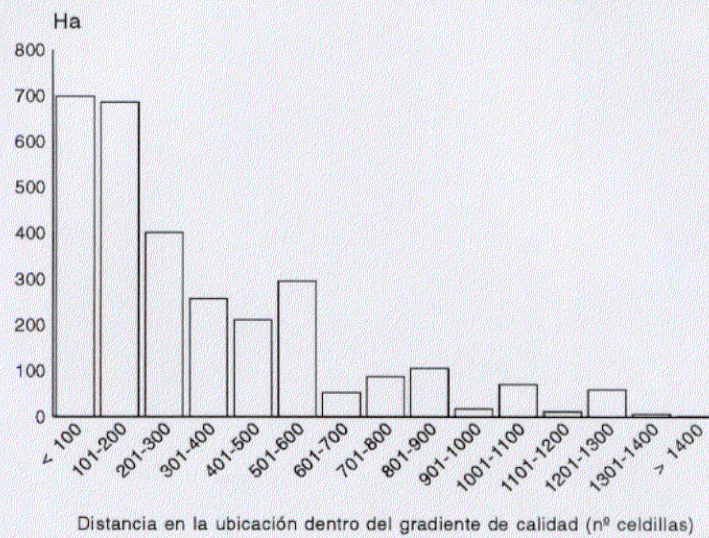
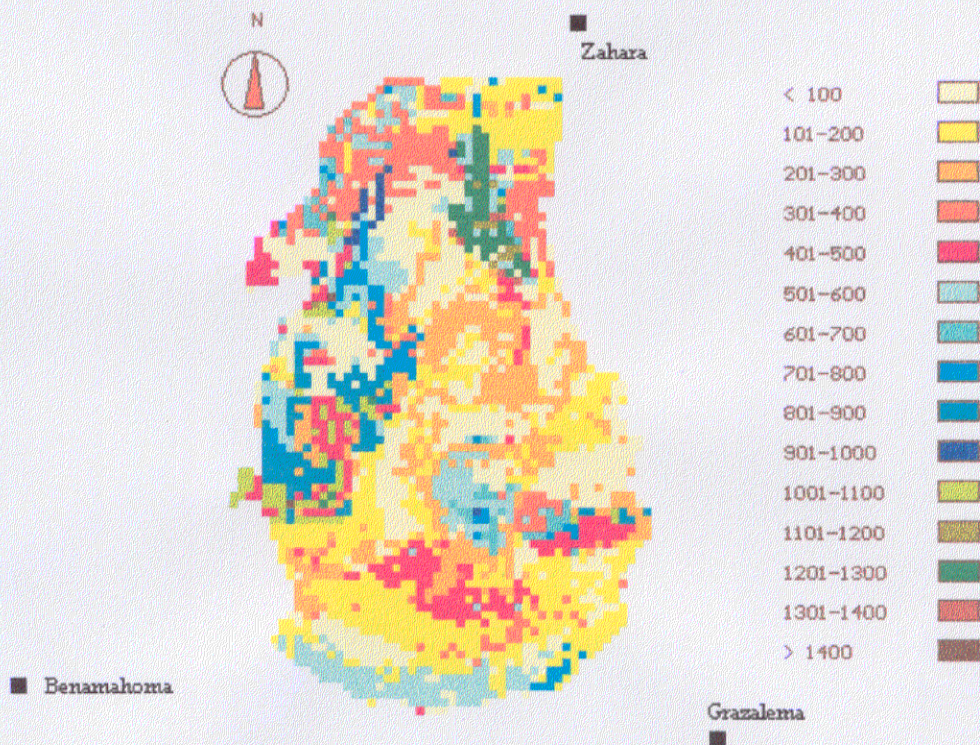
Mapa 9.2.- Zonificación de la calidad del hábitat para el corzo en la RPNG (estimada mediante el índice ICH).



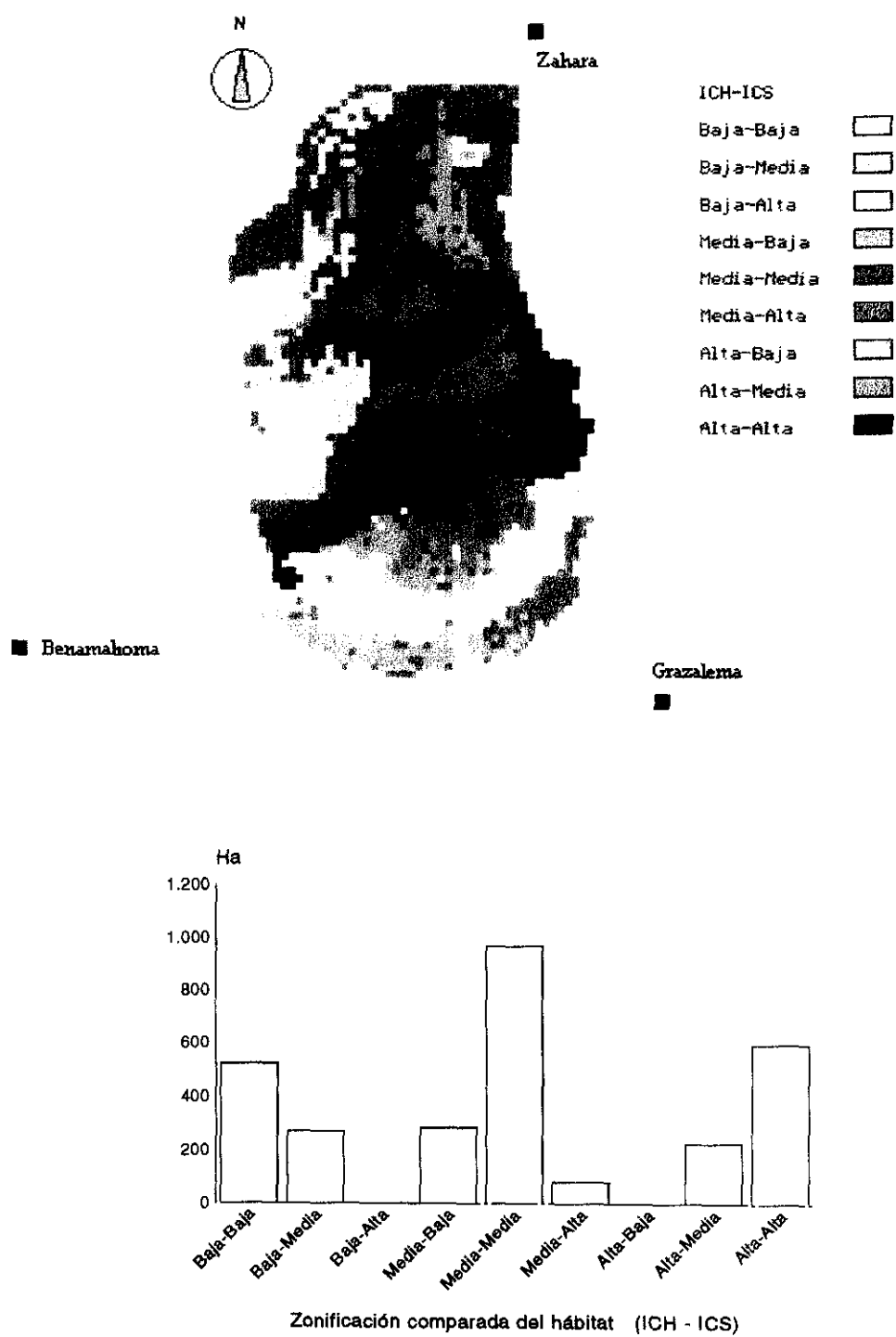
Mapa 9.3.- Gradiente de calidad potencial del hábitat para el corzo en función del índice ICS, estimado a partir de la respuesta de selección hacia los principales descriptores del hábitat definidos en la RPNG (pendiente, cobertura arbórea, cobertura arbustiva, densidad arbórea, estructura de la vegetación y comunidad vegetal).



Mapa 9.4.- Zonificación de la calidad del hábitat para el corzo en la RPNG (estimada mediante el índice ICS).



Mapa 9.5.- Distancia en la clasificación de las celdillas (medida como número de posiciones interpuestas) en función del gradiente de calidad estimado mediante el índice ICH o del estimado mediante el índice ICs.



Mapa 9.6. Zonificación comparada de la calidad del hábitat en la RPNG en función de los índices ICH e ICS.

8.4.- DISCUSION

Nuestros resultados han confirmado que los corzos presentan una distribución heterogénea en Grazalema, resultado directo de un comportamiento de selección hacia ciertas características del hábitat, como es la norma en la especie (p.e. Bobek *et al.* 1972, Cederlund 1983). Esto no excluye que, en algunos casos, la estrecha asociación detectada entre ciertas categorías de las variables descriptoras del hábitat, recogida en el Capítulo 5, pueda ser la responsable de que algunos comportamientos de selección manifestados por los corzos sean respuestas reflejas a dichas asociaciones.

La selección de hábitat puede interpretarse como un proceso jerarquizado que se manifiesta a diferentes escalas (Johnson 1980, Morris 1987, Wiens 1989, Thomas y Taylor 1990). Un organismo primero escoge un área general en el cual vivir y después va tomando decisiones sobre la utilización de los diferentes componentes, el modelo de búsqueda que utiliza y la respuesta a los diferentes objetos específicos que va encontrando (Orians y Wittenberger 1991). Esta idea de que la selección de hábitat se manifiesta como un proceso jerárquico es consecuente con la percepción que los animales tienen de su ambiente (revisión en Hassell y Southwood 1978) y ha sido aplicada por numerosos autores en estudios recientes sobre poblaciones de cérvidos (p.e. Yeo y Peek 1992, Leach y Edge 1994, Chapman *et al.* 1994).

De acuerdo con este planteamiento, las interpretaciones ecológicas son dependientes del nivel de estudio establecido (Thomas y Taylor 1990, Leach y Edge 1994), por lo que resultará probablemente incorrecto pretender explicar con argumentos globales las respuestas de selección que sean detectadas con niveles de estudio diferentes. Probablemente esto haya estado sucediendo en el pasado con el corzo, y sea la razón de que se haya llegado a especular acerca de si tiene más importancia relativa la disponibilidad de recursos tróficos o la disponibilidad de refugio en el uso del hábitat de la especie (p.e. Henry 1981). De acuerdo con la idea de que la selección de hábitat es un proceso jerárquico, las inferencias de los análisis de selección de hábitat efectuados a una escala (p.e. a nivel de la distribución espacial de la población) no deben necesariamente ser coincidentes con las obtenidas sobre otra escala (p.e. a nivel de selección de la dieta individual).

Nuestros resultados apuntan que la distribución espacial de los corzos en Grazalema tiene como determinante principal el valor del hábitat como refugio. Esto se apoya en el hecho de que el corzo se ha comportado en Grazalema con una vocación

claramente forestal. Excluida la pendiente, el resto de los factores más relevantes en la discriminación inicial del uso del hábitat a nivel de la distribución de la población (cobertura arbórea, cobertura arbustiva, densidad arbórea y estructura de la vegetación) han apuntado inequívocamente en esa dirección. Este comportamiento, previsible en un área que a tenor de nuestros resultados puede describirse como un medio fundamentalmente forestal (véase el Capítulo 5), es coherente con la respuesta observada en la mayoría de las poblaciones de la especie (p.e. Andersen 1953, Kurt 1968, Strandgaard 1972, Ellenberg 1978, Dzieciolowski 1979, Kaluzinski 1982a, Fruzinski y Labudzki 1982a, Pielowski y Bresinski 1982, Staines y Ratcliffe 1987, Blant 1987a, Gaillard 1988, Welch *et al.* 1990, Maublanc *et al.* 1991, Costa 1992a), además de ser considerado como el comportamiento original en los ancestros de la especie (véase Putman 1988).

La influencia que la disponibilidad y la calidad de refugio del hábitat tienen sobre la distribución espacial y el comportamiento de los cérvidos es general (p.e. Black *et al.* 1976, Staines 1976, Fruzinski *et al.* 1983). Desde el punto de vista de protección, la consistencia de la cobertura arbórea ayuda a minimizar el gasto energético para la termorregulación debido a que crea un microclima que atempera las condiciones climáticas extremas (Loft *et al.* 1987, Demarchi y Bunnell 1993). La cobertura de matorral proporciona alivio contra los rigores climáticos a las especies de ungulados que habitan en ambientes forestales (matorrales densos o bosques) pero es más importante su papel como suministrador de cobertura de refugio frente a riesgos potenciales (Taber 1961, en Loft *et al.* 1987).

Se ha reconocido la importancia subyacente del alimento en el proceso de selección de hábitat en los cérvidos, con independencia de que otros factores, como el riesgo de predación, la competencia intraespecífica y las condiciones de protección/refugio puedan matizar la respuesta (p.e. Langvatn y Hanley 1993). El corzo es un ramoneador selectivo (Hofmann 1985 y 1989) que requiere alimento de alta calidad, por lo que la influencia primordial sobre su estrategia trófica es la digestibilidad y el valor nutritivo de los vegetales, no la cantidad de alimento disponible (Drozd y Osiecki 1973, Weiner 1973 y 1977, Drozd 1979, Maizeret y Tran Manh Sung 1984, Maizeret *et al.* 1991, Soriguer *et al.* 1994b). Esto determina que, a nivel individual, su utilización del hábitat se base en el oportunismo y en una fuerte selectividad: el animal adapta su elección en función de la disponibilidad (según la composición de especies, el estado fenológico de la vegetación y su variabilidad estacional y/o entre hábitat diferentes) y busca activamente especies con alto valor nutritivo (bajo contenido en

celulosa bruta y elevada digestibilidad; véase el Capítulo 3). Este comportamiento ha quedado claramente manifestado en la respuesta de selección hacia la composición de la vegetación, ya que se ha comprobado una selección positiva muy fuerte hacia el incremento en el número de especies del matorral subarbusivo, principal fuente de alimento, en detrimento de la importancia de la composición del matorral arbustivo o del incremento en la riqueza arbórea. Simultáneamente, se ha detectado un evidente rechazo hacia las áreas con poca densidad de matorral, circunstancia ya señalada con anterioridad (Ratcliffe y Mayle 1992). Por otra parte, se ha comprobado en Grazalema la existencia de un comportamiento de selección positiva hacia la presencia de arbolado, pero hasta un cierto límite de densidad (175 árboles/Ha), sobrepasado el cual este comportamiento de selección ha dejado de manifestarse. Esto probablemente guarde relación con el hecho de que, en medios forestales, la abundancia de recursos tróficos para el corzo disminuye significativamente cuando los niveles de cobertura arbórea son muy elevados (Henry 1981).

El predominio en la utilización del bosque mixto de encinas y quejigos y las zonas de transición entre comunidades debe guardar indudable relación con una mayor calidad trófica en estas comunidades sobre las restantes. A ello deben estar contribuyendo, además de las propias quercíneas, la presencia en el matorral asociado de especies con probado atractivo para la especie, como la hiedra, el rosal silvestre y la zarza (véanse p.e. Cederlund *et al.* 1980, Gebczynska 1980, Maizeret y Tran Manh Sung 1984, Maillard y Picard 1987). Además esta circunstancia probablemente se vea potenciada por el hecho de que las tres especies citadas son de las pocas que, en este ecosistema, se caracterizan por presentar crecimiento foliar continuo.

La mayor concentración de los ejemplares radiomarcados en torno a los puntos con agua permanente durante los meses del verano (junio a septiembre), coincidiendo con el periodo de sequía estival y de temperaturas ambientales máximas, apoya la idea de la necesidad del aporte externo de agua durante este periodo en Grazalema. Los déficits periódicos en las disponibilidades de los recursos son un condicionante muy fuerte para las poblaciones animales (Wiens 1977, Hobbs *et al.* 1982, Gross *et al.* 1993). En los mamíferos terrestres, las respuestas más comunes para hacer frente a las altas temperaturas ambientales consisten en regular la tasa de transpiración corporal mediante una adecuada selección de microhábitat, respuesta típica en los mamíferos de menor tamaño, y/o en incrementar el aporte de agua externo mediante el desplazamiento del animal hacia fuentes de agua, respuesta habitual en los de mayor tamaño (Eisenberg 1981).

Este comportamiento (concentración en torno a los puntos con agua permanente durante el verano) puede ser interpretado como una respuesta a una situación de estrés ambiental (necesidad de aporte externo de agua). En ese caso, el hecho de que esta circunstancia suceda durante un periodo, el verano, de tanta trascendencia en el ciclo biológico de la especie, debe necesariamente apuntar su incidencia más allá de la influencia que tiene sobre el uso del hábitat en los ejemplares, sin descartarse que pueda estar afectando tanto a las relaciones espacio-temporales de los ejemplares como a su éxito reproductivo, como se planteará en la Discusión General.

La calidad general del hábitat en la RPNG para el corzo frente a otros ecosistemas mediterraneos contiguos queda atestiguada por el hecho de que sea aquí donde se alcanzan las mayores densidades para la especie en toda la Sierra de Cádiz (Delibes Senna *et al.* 1991). El único análisis realizado previamente acerca de la incidencia de ciertos factores (climáticos, fisionómicos y biológicos) sobre la distribución del corzo en la Región Mediterránea (Sáez-Royuela y Tellería 1991), aunque resalta la necesidad de profundizar en la cuestión, ha permitido identificar al nivel de precipitación como el mejor predictor de la densidad de corzo en la Península Ibérica. Estos autores habían presentado la hipótesis de que las poblaciones de corzo que habitan en la Península Ibérica se benefician de las condiciones climáticas generadas por las montañas, que propician más cantidad de lluvia que las áreas circundantes. De acuerdo con esta hipótesis, el hecho de que la orografía de Grazalema favorezca la concentración de precipitaciones en su interior y el mantenimiento de niveles de humedad ambiental comparativamente elevados durante la mayor parte de año explicaría la idoneidad de este ecosistema forestal para el corzo.

La zonificación de la calidad potencial del hábitat para el corzo en la RPNG ha mostrado que las zonas con más calidad han sido las franjas del bosque mixto de encinas y quejigos y los ecotonos situados a media altura, en pendientes suaves, con un sotobosque maduro, desarrollado y muy diverso, que proporcionan una adecuada cobertura de ocultación. Los dos índices propuestos han mostrado su utilidad para la zonificación de la calidad del hábitat para el corzo. Si bien el incremento en la utilización de variables aumenta la precisión, el índice más simple (ICS) se ha mostrado lo suficientemente robusto de cara a su aplicación a la gestión de poblaciones. Se apunta la posibilidad de que los resultados obtenidos en Grazalema puedan servir como modelo a aplicar a la especie bajo circunstancias ambientales similares.

8.5.- CONCLUSIONES

- 1.- Los ejemplares de corzo han presentado una distribución espacial en agregados. Los parámetros descriptores del hábitat que han explicado la mayor parte de la variabilidad detectada en la distribución espacial de los corzos en la RPNG han sido la pendiente, la cobertura arbórea, la densidad arbórea, la cobertura arbustiva y la estructura de la vegetación. Este resultado permite considerar que la distribución espacial de los corzos en Grazalema tiene como determinante principal el valor del hábitat como refugio y que el corzo se ha comportado en Grazalema con una vocación claramente forestal.
- 2.- El uso del hábitat ha sido significativamente diferente de la disponibilidad ofertada, lo que ha puesto de manifiesto un comportamiento claro de selección por parte de los corzos hacia ciertas categorías de los descriptores del hábitat, para todas las variables analizadas (altitud, pendiente, exposición, cobertura arbórea, cobertura arbustiva, cobertura subarbustiva, densidad arbórea, densidad arbustiva, densidad subarbustiva, número de leñosas arbóreas, número de leñosas arbustivas, número de leñosas subarbustivas, estructura de la vegetación, comunidades vegetales y cobertura de ocultación).
- 3.- Los ejemplares han seleccionado positivamente el rango altitudinal de los 701-900 m y han seleccionado negativamente las alturas inferiores a 700 m y superiores a 1100 m.; han mostrado rechazo hacia las exposiciones al sur y han seleccionado positivamente las pendientes suaves (5-20%) y evitado las fuertes (superiores al 60%).
- 4.- Se ha comprobado la selección positiva de los corzos hacia las estructuras más complejas (ES5 y ES6: pluriestratificadas y con al menos dos estratos que superen el 60% de cobertura) en detrimento de las restantes. Se han seleccionado positivamente las coberturas arbóreas intermedias (11-20%) y se han rechazado las que no han llegado a ese nivel; hay una selección muy fuerte hacia coberturas densas máximas tanto de matorral arbustivo como subarbustivo y con algo de arbolado (>11%).
- 5.- Los ejemplares de Grazalema han seleccionado las zonas con alta densidad arbórea (125-175 árboles/Ha) pero a la vez han mostrado su rechazo significativo hacia las zonas con densidad arbórea máxima (>175 árboles/Ha), es decir, las más cerradas. Respecto a la densidad arbustiva, la selección se ha dirigido hacia las zonas con mayores densidades (superiores a 600 pies/Ha), rechazándose significativamente las que no han alcanzado esa cifra. En cuanto a la densidad subarbustiva, el comportamiento ha sido

similar, una fuerte selección positiva hacia las densidades superiores (>4500 pies/Ha) y rechazo claro hacia las que no han llegado a esa cifra.

6.- Se ha detectado un evidente rechazo hacia las áreas con poca densidad de matorral y un comportamiento selectivo hacia la alta densidad de los tres estratos, lo que se corresponde con una selección hacia los niveles más altos de cobertura de matorral y hacia las estructuras vegetales más elaboradas.

7.- Respecto a la composición de la vegetación, el comportamiento ha sido muy selectivo hacia el incremento en el número de especies de leñosas. Este comportamiento se ha dirigido preferentemente hacia el aumento de la diversidad en el componente subarbustivo (> 16 spp/Ha), en detrimento de la importancia de la composición del matorral arbustivo o del incremento en la riqueza arbórea.

8.- El bosque mixto de encinas y quejigos (EQ) ha sido la comunidad vegetal más utilizada, junto con otras comunidades de transición (EQ-ET: transición entre bosque de encinas y quejigos con el encinar termomediterráneo; ET-SA: transición entre el encinar termomediterráneo y el sabinar; ME-SA: transición entre el matorral esclerófilo y el sabinar). Hay un notorio rechazo hacia las comunidades más degradadas y el matorral expinoso xeroacántico.

9.- La importancia del nivel de protección del hábitat, ya señalada por el patrón de distribución espacial de la población, ha quedado recogida igualmente en la fuerte selección de los corzos hacia los niveles más altos de COc (>60%) y en el rechazo de los restantes.

10.- Los corzos radiomarcados se han situado más agrupados en torno a los puntos con agua permanente durante el periodo de junio a septiembre que durante el resto del año. Esta situación puede ser indicativa de la necesidad de aporte externo de agua, en un periodo, el verano, que en los ecosistemas mediterráneos se caracteriza por la disminución en el contenido hídrico de la vegetación.

11.- La zonificación de la calidad del hábitat para el corzo en la RPNG ha mostrado que las zonas con más calidad potencial son las franjas del bosque mixto de encinas y quejigos y los ecotonos situados a media altura, en pendientes suaves, con un sotobosque maduro, desarrollado y muy diverso, que proporciona una adecuada cobertura de ocultación.

CAPITULO 9. RITMOS DE ACTIVIDAD

9.1.- INTRODUCCION

El ajuste ecológico evolutivo de los animales a las variaciones periódicas en las condiciones ambientales se manifiesta mediante el desarrollo de algún tipo de actividad cíclica, interna o fisiológica y externa o comportamental (Aschoff *et al.* 1982). El estudio de los factores ecológicos que afectan a la actividad tanto al nivel de la población como del individuo ha propiciado el desarrollo de diversas teorías para explicar su incidencia (p.e. Belovsky y Jordan 1978, Turner 1979, Morrison *et al.* 1992). En ese marco, han destacado los modelos de alimentación óptima, en su mayoría basados en consideraciones o limitaciones energéticas: el tiempo se utiliza para obtener energía, a través de una estrategia trófica que determina que el comportamiento del animal se dirija a optimizar esta obtención de energía neta por unidad de tiempo (MacArthur y Pianka 1966, Schoener 1971, Norberg 1977, Pyke *et al.* 1977, Belovsky 1978, Geist 1982, Bunnell y Harestad 1991).

En los cérvidos las actividades como el juego, beber y dormir consumen una pequeña proporción del tiempo total (Bubenik 1960, Collins *et al.* 1978, Moen 1978). Por lo tanto, se suele asumir como simplificación que la actividad de un cérvido consiste en la búsqueda de alimento, su ingesta y procesado (regurgitación, ruminación, masticación; Craighead *et al.* 1973, Collins *et al.* 1978, Moen 1978, Geist 1982, Hanley 1982, Jeppensen 1989, Soriguer *et al.* 1994a). Para el caso concreto del corzo, se ha comprobado que los movimientos que no están relacionados directamente con la alimentación son poco frecuentes en ambos sexos y que no superan el 7% del tiempo total de actividad (Cederlund 1981). Sólo suelen alcanzar cierta relevancia durante el celo o la cría, en el contexto de manifestaciones ligadas a la actividad social (Turner 1979, Cederlund 1981). Desde el punto de vista de utilización de la energía, se considera que el corzo usa su tiempo de alimentación en promover la máxima ingesta de nutrientes esenciales (Turner 1979, Cederlund 1989).

El uso del tiempo de alimentación en el corzo depende de varios factores endógenos y exógenos. Entre los endógenos se han señalado la estructura anatómica de los órganos digestivos (véase Hofmann 1985 y 1989), las variaciones en la tasa metabólica basal, que afectan estacionalmente a los individuos en razón de su estatus, sexo y edad (véase Weiner 1973 y 1977, Drodz *et al.* 1975) y los cambios fisiológicos relacionados con el comportamiento social y reproductivo (véase Kurt 1968, Strandgaard 1972, Ellenberg 1978, Mauget y Sempéré 1978, Sempéré 1979, Turner 1979, Cederlund 1981 y 1989, Bideau *et al.* 1983b, Jeppensen 1989 y 1995). Este ritmo de actividad determinado endógenamente suele verse modificado tanto por factores ambientales como biológicos (Aschoff *et al.* 1982, Tester

1987), lo que abre la posibilidad de que poblaciones de una misma especie manifiesten diferencias de comportamiento en respuesta a variaciones en las condiciones ambientales entre los medios que ocupan.

El principal factor exógeno que influye sobre el patrón de actividad en el corzo es la cantidad y calidad del alimento ingerido (Cederlund 1981, Jeppensen 1989). Probablemente su efecto se manifieste de acuerdo con la teoría del "rumen lleno" ("rumen fill theory", Moen 1973 y 1978, Westoby 1974), que postula que los rumiantes están más limitados por la cantidad de tiempo que tardan en digerir el alimento que por la cantidad de tiempo que tardan en conseguirlo. En consecuencia, los principales factores limitantes en sus modelos de alimentación serían la digestibilidad del bolo trófico y el balance nutritivo. Esta teoría se apoya en que, en los herbívoros, se ha comprobado que hay una relación directa y positiva entre ingesta de alimento y digestibilidad (Moen 1973, Westoby 1974 y 1978, Pulliam 1975): la ingesta se detiene cuando el rumen se ha llenado; cuanto más digestible sea el bolo trófico, antes se procesará, vaciando el rumen, lo que permitirá que el animal siga ingiriendo. Estas limitaciones impuestas por el tracto digestivo determinan que la actividad en los cérvidos muestre un patrón claro donde se alternan períodos de alimentación y períodos de rumia.

Se puede suponer que la población de Grazalema está siendo sometida a los mismos condicionantes endógenos que son característicos de la especie. Sin embargo, teniendo en cuenta que el tiempo invertido en la alimentación y en la rumia varía en función de la cantidad y calidad de la vegetación (Dulphy *et al.* 1980 y 1994), y dado que la disponibilidad y calidad trófica de la vegetación varía espacial y temporalmente (Drodz *et al.* 1975, Moen 1978), cabe esperar que el tiempo total de actividad y el patrón de actividad del corzo en Grazalema reflejen esas variaciones, relacionándose con las particularidades de la vegetación mediterránea y su patrón de crecimiento vegetativo. En principio, el tiempo de rumiado debería ser más corto cuando el alimento es más fácilmente digestible, a finales de la primavera, porque el tiempo de vaciado del rumen disminuye cuando se incrementa la digestibilidad del alimento (revisión en Robbins 1983).

La teoría del "rumen lleno" también ha sido esgrimida para explicar el hecho de que los factores climáticos parezcan influir muy poco sobre el nivel de actividad en el corzo (véase Turner 1980). No obstante, la influencia de las condiciones climáticas se ha dejado notar en casos extremos, derivados de la intensidad de nevadas (Borg 1970 y Cederlund 1981) o de la intensidad de calor (Sáez-Royuela *et al.* 1989). La manifestación de estas condiciones ha sido en ambas situaciones la reducción en el tiempo total de actividad y la tendencia hacia la concentración de los períodos de actividad, bien en la fase diurna en el caso de nevadas

(Cederlund 1981) o bien la disminución de la actividad en las horas centrales del día si el exceso era de calor (Sáez-Royuela *et al.* 1989). Considerando que el clima mediterráneo se caracteriza entre otras particularidades por una marcada estacionalidad (véase el Capítulo 2), se espera que su influencia se deje notar sobre el nivel de actividad de los ejemplares y, de acuerdo con Sáez-Royuela *et al.* (1989), parece adecuado pronosticar un descenso en la actividad durante el verano. Además, cabría esperar que estuviera acompañado por un desplazamiento de la actividad hacia la fase nocturna para evitar las altas temperaturas en las horas centrales del día.

La sincronización del ritmo de actividad con las señales periódicas ambientales se realiza a través de marcadores ("zeitgebers", Pittendrigh 1981). El más poderoso, para casi todos los organismos, es el ciclo día/noche, aunque también se han citado los ciclos de temperatura, presión atmosférica, la disponibilidad de recursos o las actividades sociales (revisión en Aschoff *et al.* 1982). El fotoperiodo y fundamentalmente los crepúsculos actúan como marcadores de sincronización de la actividad en el corzo (von Berg 1978, Turner 1980, Jeppensen 1989) y se ha sugerido este mismo papel para la temperatura ambiental (Turner 1980), mientras que no se han encontrado evidencias de influencia de la fase lunar sobre la actividad de los corzos (Turner 1980) y la lluvia parece que únicamente afecta al nivel de actividad de la población al amanecer, reduciéndolo (Turner 1980). Cabe esperar una respuesta similar en Grazalema, con la identificación de los crepúsculos como las fases que concentran el mayor nivel de actividad de la jornada. Por lo que respecta a la sincronización interindividual en el ritmo de actividad es mayor cuanto menor sea el grado de cobertura vegetal y mayor sea el gregarismo de la población (véase Jeppensen 1989). Puesto que, como se ha puesto de manifiesto, Grazalema es un ecosistema básicamente forestal y el grado de gregarismo está entre los más bajos de los descritos para la especie, se espera que la sincronización interindividual no sea muy elevada.

Las investigaciones desarrolladas en la especie han puesto de manifiesto ciertas regularidades en su utilización del tiempo. Se ha comprobado que la mayoría de los comportamientos relacionados con un estado de actividad se desarrollan entremezclados con la alimentación (Turner 1979) y que hay una estrecha correlación directa entre alimentación y estado activo (Cederlund 1981). Por otra parte, se ha comprobado que los períodos de reposo están directamente relacionados con el procesado del alimento (Cederlund 1989), lo que explica que la rumia se combine habitualmente con el descanso (Bubenik 1960 y Cederlund 1981), al igual que sucede en la mayoría de los restantes cérvidos (Moen 1973, Eriksson *et al.* 1981, Bowyer 1981). Por lo tanto, es habitual asumir, desde el punto de vista

de su estudio comparado, que los períodos de actividad están ocupados por la búsqueda e ingesta del alimento y los períodos de reposo por el procesado del alimento.

El tiempo total de actividad a lo largo del año es una función de la frecuencia y duración de los períodos de actividad y de reposo. La interacción entre frecuencia y duración de los períodos de actividad y reposo pueden interpretarse como un reflejo de las condiciones de digestibilidad del alimento (Cederlund 1981 y Jeppensen 1989). La duración de los períodos de reposo está relacionada con el valor nutritivo del alimento, el cual, en conjunción con la abundancia de alimento, también determina en gran medida la duración de los períodos de actividad. La rumia (véase el Capítulo 3) depende de la interacción de un número de factores intrínsecos (incluyendo edad, desgaste dentario y situaciones particulares tales como celo y período de lactancia), que puede suponerse que afecten por igual a las diferentes poblaciones de la especie, y de otros extrínsecos (factores ambientales, naturaleza y composición de la ingesta, factores perturbadores, etc.) cuya incidencia es determinante en cuanto a disponibilidad de tiempo para realizar la rumia (véase Holisova *et al.* 1985). Estos factores extrínsecos varían localmente, por lo que cabe esperar que haya variaciones en los períodos de reposo entre poblaciones. Las condiciones de la RPNG son notoriamente diferentes a las que hasta ahora han servido de referencia a la especie, por lo que se puede esperar que reflejen las particularidades del ecosistema forestal mediterráneo. Si durante el verano ésta disminuye en la RPNG, debería aumentar la duración de los períodos de reposo.

9.2.- METODOS

La toma de datos se ha basado en la información transmitida por el sensor de posición incorporado a cada uno de los radioemisores que portaban los ejemplares marcados (Capítulo 4). Este sensor, también denominado sensor de actividad, consiste en un tubo con una gota de mercurio en su interior. Según la posición del collar y por tanto del radioemisor y del animal, la gota de mercurio se desplaza a uno u otro extremo del tubo, cerrando en ambos casos sendos circuitos eléctricos. Ambos circuitos emiten una señal a un ritmo fijo, uno en torno a los 50 pulsos por minuto (ppm) y el otro, alrededor de los 90-100 ppm. La información proporcionada por el sensor de posición permite discriminar nítidamente entre períodos de actividad y períodos de reposo, entendiéndose actividad en su sentido más general y amplio. Cuando un animal equipado con un collar radioemisor está en reposo, la señal emitida, a 50 ó 100 ppm, es uniforme. Por el contrario, si el animal está activo (desplazándose, moviendo la cabeza mientras se acicala, buscando alimento, etc.), el movimiento del sensor de posición hace que se vayan sucediendo las conexiones alternativas

de ambos circuitos, lo que se traduce en la recepción de una señal irregular con una frecuencia intermedia entre las citadas. La discriminación entre "activo" (señal irregular) y "reposo" (señal constante, bien a 50 ppm ó 90-100 ppm) se realizó sobre la base de las variaciones en la señal.

Cederlund y Lemnell (1980) desarrollaron una técnica para adscribir comportamientos concretos a las variaciones en el pulso de la señal emitida por el radioemisor. Para el caso concreto del corzo, Cederlund (1981) ha relacionado "pulsos de actividad" con tres tipos de comportamiento: (1) desplazamientos lentos en áreas restringidas mientras está alimentándose, (2) movimientos (locomotores) regulares, a marcha de paseo, interrumpidos por cortos períodos de alimentación y (3) movimientos regulares a marcha de paseo, sin alimentación, interrumpidos con cortos intervalos de carrera. Estos últimos son casi exclusivos de la época de celo, y se asume que los "pulsos de reposo" se corresponden con estar tumbado en descanso y rumia, con muy pocos movimientos o cambios de postura (salvo al inicio y al final). Este autor ha señalado la dificultad de distinguir, exclusivamente a partir de la señal del radioemisor, entre el simple descanso y la rumia, por lo que es habitual tratarlos conjuntamente. El registro de actividad en corzo por telemetría no permite distinguir si los animales en reposo están de pie o tumbados (Cederlund y Lemnell 1980). Sin embargo, mediante la combinación de observaciones directas y registro de la actividad por telemetría se ha observado (Jeppensen 1989) que es muy raro que, en las estancias de pie que superan los tres minutos de duración, no se produzca algún movimiento corporal que pueda ser registrado por la señal como "activo". Por tanto, la consideración básica de la unidad base de tamaño muestral de 5 min en la RPNG puede ayudar a solventar este problema y asumir con mayor seguridad que la señal de reposo es prácticamente asimilable a "estar tumbado y/o en rumia".

El diseño muestral preveía el registro simultáneo de la actividad en los diferentes ejemplares radiomarcados. Para hacer compatible esta premisa con el registro continuo de la actividad de cada ejemplar, se optó por: (a) establecer como unidad de muestreo ("tiempo-base" de muestreo) pulsos de cinco minutos, lo que suponía un total de 288 unidades de muestreo por ciclo de 24h y (b) sintonizar, en cada unidad de muestreo, durante 1-2 minutos seguidos, sin interrupciones con cada ejemplar al objeto de asignarle un dato de "activo" o "reposo" en dicho pulso al animal. Todas las audiciones fueron registradas por tres observadores alternativamente, siempre los mismos y de forma rotatoria para prevenir la fatiga auditiva. El registro de la actividad se apoyó en la grabación de la señal en cinta y en la posterior transcripción. Los datos se han recogido y analizado como número de minutos "activos" o "de reposo" por hora de seguimiento. No obstante, para facilitar su lectura, los

resultados se han expresado en tablas y figuras como porcentajes de actividad respecto al intervalo de tiempo considerado. El diseño muestral permitía el seguimiento simultáneo de dos individuos y, en ocasiones excepcionales, de tres.

La información sobre el uso del tiempo del corzo en la RPNG se ha organizado en cuatro apartados: (1) tiempo total de actividad del animal, (2) patrón de actividad circadiano (PAC), (3) sincronización del PAC entre ejemplares y (4) frecuencia y duración de los períodos de actividad y de reposo. Los parámetros analizados han sido:

Tiempo total de actividad (TTA). Registrado inicialmente como minutos de actividad por hora y expresado como porcentaje de actividad diario. Se ha basado en la distinción entre dos estados principales: "activo", asimilado a cualquiera de los tres comportamientos descritos por Cederlund (1981) e implicando siempre movimiento corporal relevante, sobre todo de tipo locomotor; y "reposo", estado sin movimiento, asimilable a reposo y/o rumia. De acuerdo con Cederlund (1981 y 1989), se ha asumido que el estado de "activo" es un indicador constante del tiempo dedicado al comportamiento de búsqueda e ingesta de alimento.

Patrón de actividad circadiano (PAC). Se representa como el porcentaje de tiempo en que el animal está activo en cada hora GMT. Este modelo de representación se caracteriza por su facilidad de comprensión, pero tiene la desventaja de que, cuando se aplica a intervalos estacionales o superiores (p.e. el ciclo anual), se enmascaran los posibles efectos sobre la población derivados de la variabilidad anual en el ciclo día/noche. Para compensar esta deficiencia, se ha analizado el uso diferencial del día en función del horario de salida y puesta del sol, diferenciándose las siguientes fases: *alba* (± 1 hora, en torno a la salida del sol), *diurna* (período entre alba y ocaso), *ocaso* (± 1 hora en torno a la puesta de sol) y *nocturna* (período entre ocaso y alba siguiente). Por tanto, el alba y el ocaso tienen una duración fija (dos horas) y las fases diurna y nocturna, variable en función del momento del año (Figura 9.1). Para cada ciclo de 24h, se ha calculado la correspondencia de las fases (alba, diurna, ocaso y nocturna) con la hora GMT. Los horarios de orto y ocaso se han obtenido del Instituto Meteorológico Nacional. La información se ha estandarizado (minutos de actividad por cada hora de la fase correspondiente) para poder comparar los resultados entre las fases.

Sincronía en la actividad: La sincronía en la actividad entre ejemplares, y la similitud para un mismo ejemplar, en dos días consecutivos se ha representado por las mismas razones en horas GMT y por períodos del día.

Períodos de actividad y de reposo. De acuerdo con Chapman *et al.* (1993), se ha fijado una duración mínima a los períodos de actividad y reposo de 20 minutos, para ser considerados como tales (véase también Clutton-Brock *et al.* 1982). Siguiendo a Cederlund (1981), los períodos inferiores a 20 minutos no se han tratado separadamente y las unidades de muestreo o pulsos de 5 minutos inmersos entre períodos de signo contrario (superiores ambos, precedente y siguiente a los 20 minutos de duración) se han incluido dentro de aquéllos.

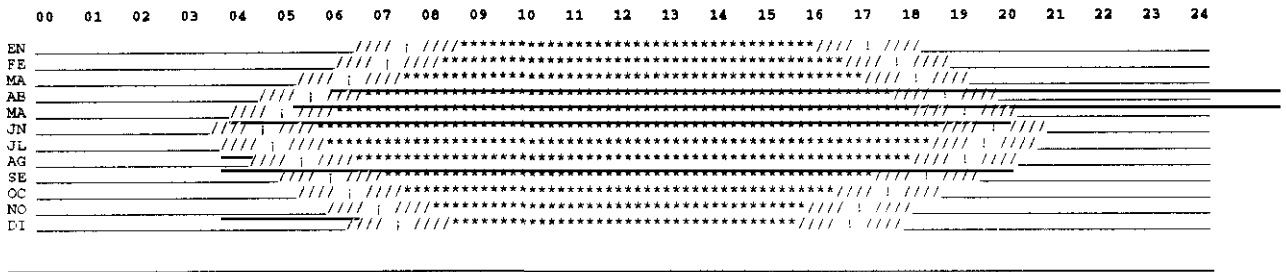


Figura 9.1.- Situación de las fases del ciclo diario (alba, diurna, ocase y nocturna) a lo largo del año (fijados a día 15 de cada mes). El día más largo corresponde al solsticio de verano, el 21 de junio (4:44-19:48) y el más corto, al solsticio de invierno, el 22 de diciembre (7:34-16:51). GMT: hora solar. Símbolos: nocturna (_), alba y ocase(/), diurna (*). Salida de sol:(i); puesta de sol: (!).

El diseño experimental plantea la necesidad de disponer de ciclos de 24 horas completos en el momento de abordar el análisis de los resultados, para evitar sesgos en la interpretación de los resultados derivados de una deficiente y/o sesgada toma de datos. De acuerdo con este planteamiento, para el estudio del tiempo total de actividad (TTA) y de la sincronización intra- e interindividual se han tenido en cuenta exclusivamente ciclos completos de 24 ó 48 h, desechándose los registros parciales. Cuando la pérdida de la señal del emisor superaba los 10 minutos de audición, se descartaba el registro de esa hora y por consiguiente, de dicho ciclo de seguimiento.

Fallos en los emisores impidieron realizar el registro de la actividad a dos de los ejemplares radiomarcados, y pérdidas de señal momentáneas motivadas por las condiciones atmosféricas motivaron la interrupción del seguimiento de la actividad en el 43,8% de las ocasiones en que se había iniciado con alguno de los siete restantes.

Se han reunido en total 41 ciclos completos de 24 h idóneos para el análisis (13 de un macho: tres en la estación I, seis en la II y cuatro en la III; 28 de dos hembras: siete en la estación I, trece en la II y ocho en la III) idóneos para el análisis, que han supuesto en conjunto 984 horas de muestreo. Además, en siete de estas ocasiones se prolongó el registro hasta completar 48 h ininterrumpidas de seguimiento.

El hecho de que la totalidad de la información obtenida provenga exclusivamente de tres ejemplares debe imponer cautela a la hora de su tratamiento e interpretación. Por otra parte, hay que considerar que, hasta la fecha, es la única información disponible acerca del ritmo de actividad de la especie en un ecosistema mediterráneo obtenida mediante el seguimiento exhaustivo de los ejemplares durante al menos 24 h consecutivas. Por lo tanto, hemos creído en la utilidad de realizar la descripción de los resultados obtenidos en el contexto del conocimiento adquirido sobre esta cuestión en la especie, con la idea de que la información presentada pueda servir de base para posteriores estudios que profundicen sobre esta materia.

9.3.- RESULTADOS

Tiempo total de actividad (TTA) y patrón de actividad circadiano (PAC)

Por término medio, los ejemplares seguidos en Grazalema han mostrado actividad entre el 28,5%-46,2% del día (Tabla 9.1). La mínima actividad diaria detectada correspondió a una hembra (H04, 23,3%) y la máxima, al macho (M03, 53,2%), en ambos casos en jornadas invernales. Se ha comprobado la influencia individual y estacional sobre el tiempo total de actividad en los ciclos de 24 horas. El análisis de la varianza ha sido significativo (PROC GLM; $F_{7,983} = 12,54$ $p < 0,0001$, Tabla 9.2), aunque no se han puesto de manifiesto efectos aditivos derivados de su interacción.

Tabla 9.1.- Tiempo total de actividad (media y ET) para cada uno de los ejemplares seguidos en cada estación. Datos expresados como porcentaje de tiempo de actividad respecto al ciclo completo de 24 h. El número entre paréntesis indica el tamaño muestral (ciclos 24 h). Estaciones: I: febrero a mayo; II: junio a septiembre; III: octubre a enero.

		I		II		III
M03	(3)	44,5 ± 1,8	(6)	35,6 ± 0,5	(4)	46,2 ± 0,8
H01			(6)	37,8 ± 1,2	(4)	32,2 ± 3,3
H04	(7)	38,7 ± 1,5	(7)	28,5 ± 4,0	(4)	31,0 ± 7,7

Tabla 9.2.- Resultados del análisis de la varianza del tiempo total de actividad en función del ejemplar y de la estación. tamaño muestral n= 984 horas. gl: grados de libertad. SC: suma de cuadrados. F: valor del estadístico F. p: nivel de probabilidad.

EFEECTO	gl	SC	F	p
EJEMPLAR	2	3309,6	6,32	0,0019
ESTACION	2	12546,6	23,95	0,0001
ESTACION*EJEMPLAR	3	1177,5	1,50	0,2135
Modelo	7	22998,1	12,54	0,0001
Residual	976	255680,7		
Total	983	278678,9		

El análisis del tiempo de actividad desarrollado en cada una de las fases del día ha mostrado diferencias ligadas a la fase del ciclo diario (PROC NPAR1WAY, n=164, H=22,69 gl=3 p=0,0001). El alba es la fase que mayor cantidad de actividad ha concentrado (27,6 ±0,5 minutos de actividad/hora), seguida de la noche (26,1 ±0,7), el ocaso (23,7 ±1,1) y el día (22,9 ±0,7). Sin embargo, los efectos de la fase del ciclo sobre la variabilidad en el tiempo de actividad se diluyen en el marco general cuando se analizan de forma conjunta con los efectos de la estacionalidad y del ejemplar (PROC GLM; $F_{27,163}=128,69$, $p<0,0001$; efecto fase del día: $F_{3,163}=0,66$, $p=0,89$. Figura 9.2).

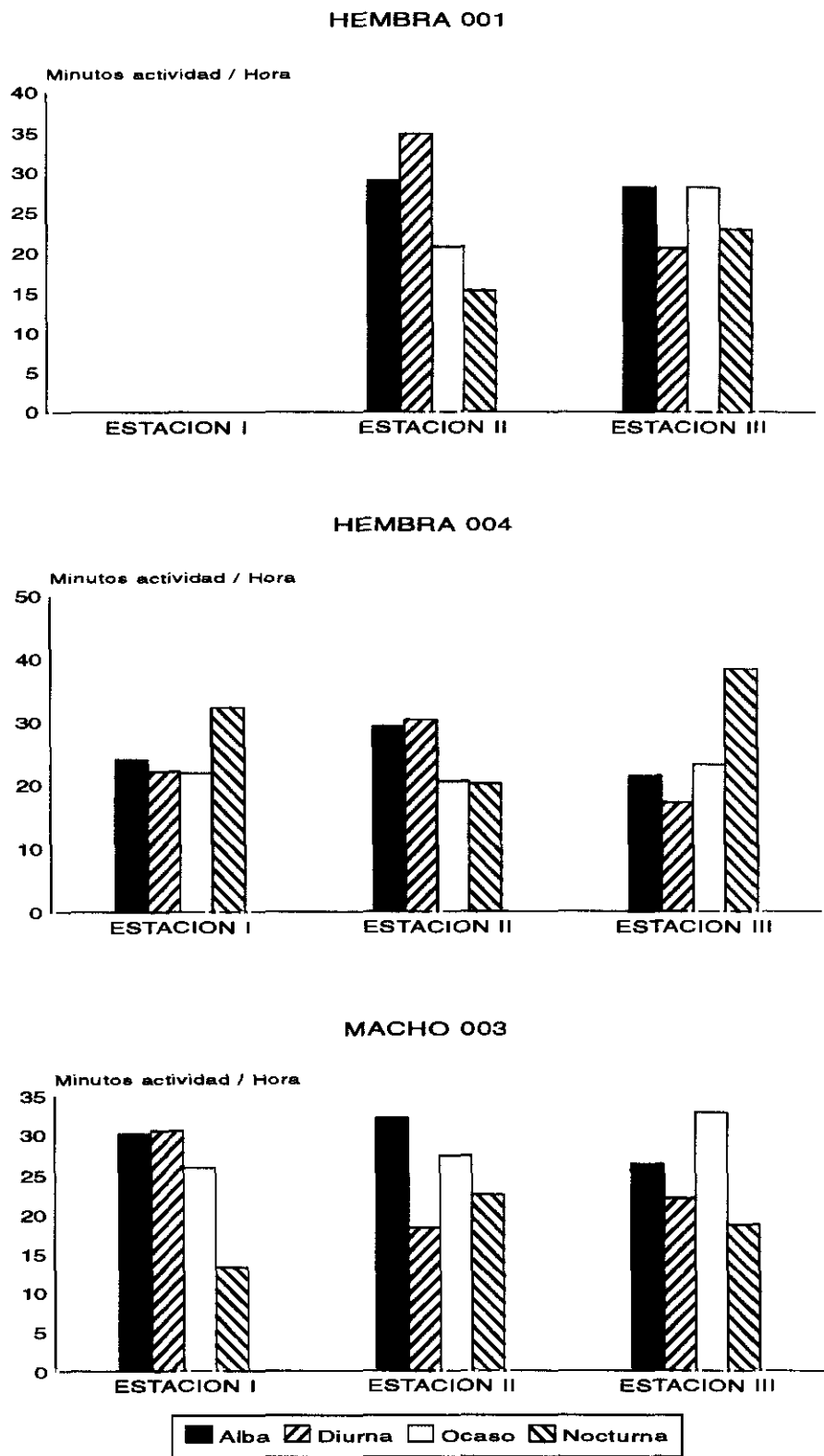


Figura 9.2.- Distribución del tiempo de actividad entre las fases del ciclo de 24 horas, por ejemplar y estación. Datos como minutos de actividad/hora.

El patrón de actividad ha mostrado varios picos de actividad a lo largo del ciclo en cada uno de los ejemplares, lo que puede ser indicativo de un PAC polifásico. Como consecuencia de la elevada variabilidad intra e interindividual encontrada, el PAC ha sido irregular, no apreciándose una secuencia común para los ejemplares (Figura 9.3).

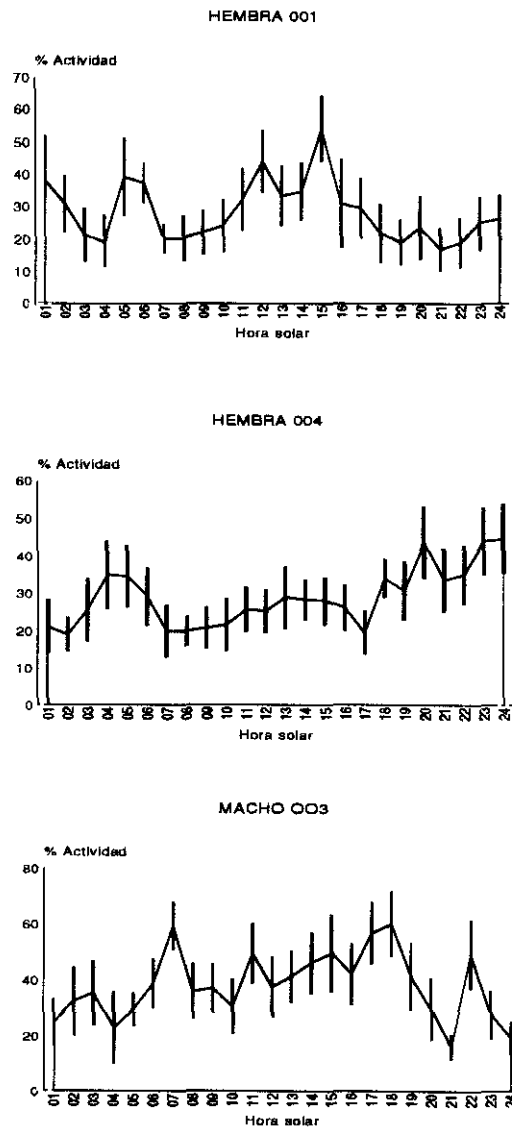


Figura 9.3.- Patrón de actividad circadiano para cada uno de los ejemplares estudiados.

La similitud en el PAC en días sucesivos no parece ser elevada ($49,7\% \pm 3,2\%$ de coincidencia; $n=7$, 576 bloques de 5 minutos), ya que en la mitad de las ocasiones el ejemplar estaba en el estado (actividad o reposo) opuesto al detectado el día anterior en esa misma unidad de muestreo (Figura 9.4)

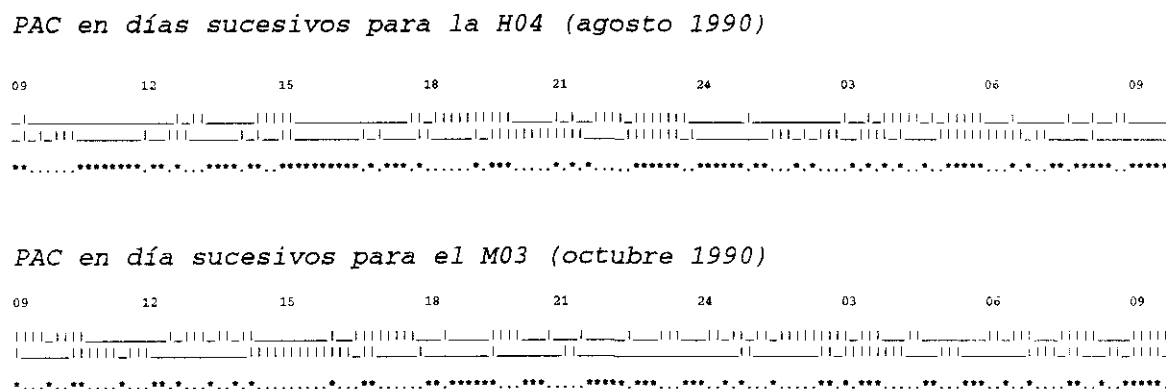


Figura 9.4.- Patrón de actividad circadiano en días consecutivos registrado en la H04 (agosto 1990) y M03 (octubre 1990). (I): activo. (—): reposo. (*): coincidencia en el estado de actividad o reposo en días sucesivos. (.): no coincidencia.

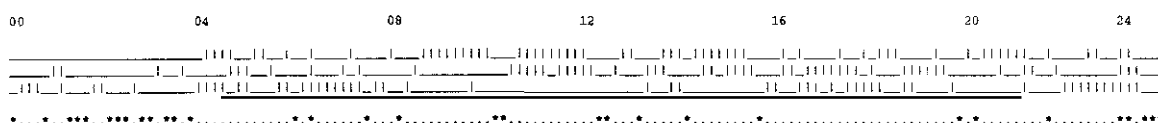
Sincronización Interindividual en el PAC diario

El tamaño muestral obtenido no ha permitido realizar las comprobaciones estadísticas necesarias para poder establecer conclusiones referentes a la sincronización interindividual en el PAC. Se ha podido seguir simultáneamente a los tres ejemplares durante 24h completas solamente en dos ocasiones (en la primera semana de agosto y en la última de octubre), y a dos ejemplares en cinco ocasiones más. No obstante, es destacable que los patrones de actividad circadiana, en las dos ocasiones en que pudieron ser seguidos simultáneamente varios ejemplares, hayan presentado distribuciones claramente diferenciadas, revelando un bajo nivel de sincronización interindividual en la actividad (Tabla 9.3 y Figura 9.5).

Tabla 9.3.- Sincronización interindividual en la actividad circadiana. Datos registrados en 288 períodos consecutivos de 5 minutos (24h) y expresados como porcentajes. SA: los ejemplares están simultáneamente activos; SR: los ejemplares están simultáneamente en reposo; DF: uno/s activo y otro/s en reposo.

	AGOSTO			OCTUBRE		
	SA	SR	DF	SA	SR	DF
H01/H04/M03	2,8	18,8	78,4	3,5	25,7	70,8
H01/H04	16,7	34,0	49,3	11,1	42,4	46,5
H01/M03	13,9	30,6	55,6	18,1	31,3	50,7
H04/M03	12,5	36,8	50,7	9,7	44,4	45,8

Sincronización en el PAC: H01, H04 y M03 (agosto 1990).



Sincronización en el PAC: H01, H04 y M03 (octubre 1990).



Figura 9.5.- Patrón de actividad circadiana para ejemplares y sincronización para un mismo día. Hora GMT. Del nivel superior al inferior: H01, agosto; hembra H01, octubre. E1: macho M03, agosto; E2: macho M03, octubre. M1: hembra H04, agosto; M2: hembra H04, octubre. Datos en hora GMT.

Períodos de actividad y reposo

Los ejemplares seguidos en Grazalema han presentado, por término medio, una frecuencia de $10,1 \pm 0,6$ períodos de actividad y $12,8 \pm 0,9$ períodos de reposo (Tabla 9.4). La duración media de los períodos de reposo ($56,5 \pm 3,2$ minutos) ha sido superior a los de actividad ($44,6 \pm 2,9$ minutos. Tabla 9.4). La distribución de frecuencias por rangos para ambos tipos de períodos se recoge en la Figura 9.6.

Tabla 9.4.- Número de períodos de actividad (N.act) y de reposo (N.rep) y duración (min.) para los corzos en la RPNG. Datos de duración en minutos. n= 41 ciclos de 24 h. Estaciones: I: febrero a mayo. II: junio a septiembre. III: octubre a enero.

	I	II	III	Rango
N.ACT	10,0 ± 0,5	9,6 ± 0,8	10,8 ± 1,0	6-13
N.REP	13,0 ± 0,4	13,1 ± 1,0	12,3 ± 1,9	8-20 ns
min.ACT	41,0 ± 8,4	41,1 ± 3,9	50,0 ± 4,7	20-190
min.REP	58,7 ± 10,0	49,1 ± 3,6	58,1 ± 4,5	20-280p<0,05

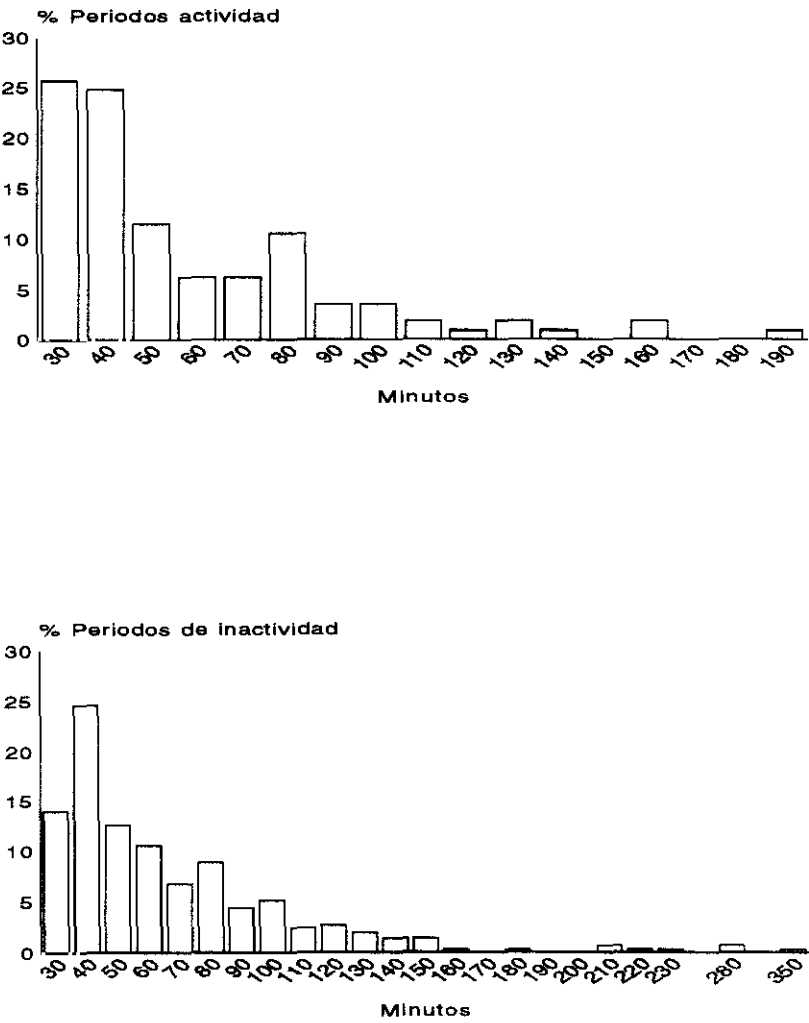


Figura 9.6.- Frecuencias de duración de los períodos de actividad y de reposo.

Se ha analizado la influencia que tienen el ejemplar, la estación y el tipo de período (activo vs. reposo) y sus efectos anidados ("ejemplar*estación", "ejemplar*tipo", "estación*tipo" y "ejemplar*estación*tipo") sobre la variabilidad hallada tanto en la frecuencia como en la duración de los períodos. El modelo factorial no ha resultado significativo ni para la frecuencia (PROC GLM, $F_{13,27}=1,33$, $p=0,30$) ni para la duración de los períodos (PROC GLM, $F_{11,303}=1,56$, $p=0,11$). No obstante, se ha comprobado que las diferencias en la duración de los períodos de actividad y de reposo han resultado estadísticamente significativas ($F_{1,303}=4,24$, $p=0,04$), aún cuando sus efectos hayan quedado diluidos en el marco global del modelo analizado.

No se ha detectado la existencia de fases del día predominantes para iniciar los períodos de actividad ($n=141$, $G=1,08$, $gl=3$, $p=0,78$) ni de reposo ($n=179$, $G=2,97$, $gl=3$, $p=0,40$. Figura 9.7).

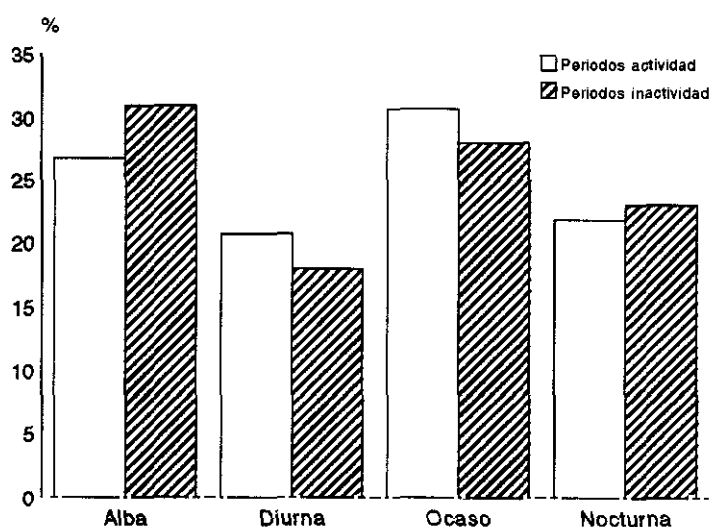


Figura 9.7.- Frecuencia relativa de inicio de los períodos de actividad y de reposo en el día (datos estandarizados a la duración relativa de cada momento del día: alba y ocaso, 2 horas; día y noche, 10 horas).

9.4.- DISCUSION

Si bien el resultado puede estar condicionado por el tamaño muestral manejado, el porcentaje diario de actividad en los animales seguidos en la RPNG se ha situado en los segmentos inferiores del rango encontrado para la especie (Cederlund 1981: machos: 36,5-52,5%; hembras: 39,0-54,1%; Sémpéré 1982: 51,1%, sólo machos; Jeppensen 1989: 35,0-55,0%, ambos sexos; Chapman *et al.* 1993: $56,4 \pm 1,8\%$, ambos sexos, sin diferencias entre sexos ni estaciones). De acuerdo con los argumentos expuestos en la Introducción, este hecho podría estar relacionado con la incidencia de algún factor endógeno, exógeno o ambos. Desde el punto de vista endógeno, una razón que podría explicar el menor TTA detectado en la RPNG sería la posesión de una menor tasa metabólica basal en esta población. Esta propuesta se basa en la capacidad de la especie de ajustar su tasa metabólica en respuesta a variaciones en las condiciones ambientales (Drodz y Osiecki 1973, Weiner 1977, Drodz 1979, Cederlund y Nystrom 1981, Holand 1992a). El menor tamaño corporal de los ejemplares de Grazalema en comparación con las restantes poblaciones (Aragón 1993, Braza *et al.* 1994a) y la posesión de una temperatura externa media anual superior a la de otras áreas favorecen desde el punto de vista energético el que este hecho pueda ser posible, dada la relación directa entre tasa metabólica, tamaño corporal y temperatura (consúltese Townsend y Calow 1981).

Desde el punto de vista exógeno, la explicación podría radicar en diferencias en la calidad nutricia del alimento en este ecosistema mediterráneo respecto a las zonas boreales (Cederlund 1981), el bosque caducifolio (Sémpéré 1982 y Jeppensen 1989) y las plantaciones de coníferas (Chapman *et al.* 1993), ya que diferencias pequeñas en la digestibilidad del alimento pueden tener influencias notables sobre el metabolismo (véase Albon y Langvatn 1992) y además se ha comprobado que el corzo presenta una extraordinaria capacidad de adaptación digestiva (Holand 1992b).

No está clara la existencia de verdaderas diferencias en el nivel de actividad entre los sexos en la especie, puesto que aunque se ha documentado la tendencia de las hembras hacia niveles ligeramente superiores (Cederlund 1981, Jeppensen, 1989), otros estudios no han encontrado estas diferencias (Chapman *et al.* 1993), o bien encuentran mayor nivel de actividad en uno u otro sexo en función de la época del año (más actividad de los machos en primavera, más de las hembras en verano y similar en invierno, Jeppensen 1989). En la RPNG, a falta de que se confirme con estudios posteriores, los niveles han sido notablemente superiores para el macho con la salvedad del período estival, donde el nivel ha sido similar al de la hembra H01. Quizá el hecho de que ésta estuviera criando durante ese período a dos corcinos puede explicar el que presente los mayores niveles de actividad durante esa estación

en comparación con los otros dos ejemplares, debido al incremento en los requerimientos energéticos asociados a la lactancia que se producen en las hembras (Weiner 1973 y 1977).

En latitudes medias, los ungulados suelen estar más activos en primavera y al principio del verano que en invierno (Owen-Smith y Novellie 1982, Gates y Hudson 1983). Aunque hay excepciones (Chapman *et al.* 1993), en general el tiempo total de actividad en el corzo también varía con la estación (Cederlund 1981, Jeppensen 1989, Maublanc *et al.* 1991), de acuerdo con una tendencia que manifiesta los valores máximos en primavera y a inicios del verano, va disminuyendo gradualmente en otoño y alcanza los mínimos de actividad en invierno (Mauget y Sempéré 1978, Cederlund 1981, Jeppensen 1989).

Con las salvedades reseñadas respecto al tamaño muestral, la influencia de la estacionalidad sobre el tiempo total de actividad también parece ponerse de manifiesto en Grazalema. Sin embargo, la tendencia ha sido diferente a la registrada en otras poblaciones. El patrón estacional coincide en presentar valores altos de actividad en primavera, pero sugiere que en verano se ha producido un descenso importante en el nivel de actividad, y en invierno se recuperan ligeramente los niveles de actividad. Durante el invierno se marcan las diferencias más acusadas entre los ejemplares, puesto que mientras el macho recupera de nuevo los valores de actividad que tenía en primavera, una de las hembras incrementa ligeramente y en la otra se mantiene la disminución. La ausencia de información durante la primera estación para la hembra H01 impide conocer si sus niveles de actividad sufren el pronunciado descenso estival que han mostrado los otros dos ejemplares. A falta de confirmación en posteriores estudios, parece que los resultados de la RPNG coinciden en señalar la incidencia que las altas temperaturas tienen sobre el nivel de actividad de los ejemplares, como habían señalado Sáez-Royuela *et al.* (1989). No obstante, en función igualmente de la incidencia de este factor cabría esperar que los ejemplares estuvieran, durante el verano, más activos en las fases nocturnas que en las diurnas, situación que no se ha puesto de manifiesto de forma clara en los ejemplares seguidos en Grazalema. Esto sugiere que, sobre la base de una muestra mayor, debería evaluarse la incidencia de otros factores sobre el tiempo total de actividad estacional. Quizá el hecho de que este periodo coincide con el de mayor frecuencia de tiempo dedicado a las actividades sociales en la especie (Turner 1979 y 1980, Maublanc *et al.* 1991) pueda estar contribuyendo a enmascarar esa situación.

Las hipótesis propuestas para explicar la existencia de tendencias estacionales en el ritmo de actividad en los corzos hacen hincapié en que el animal está optimizando la tasa neta de ingesta de energía (véase Cederlund 1989) y que las variaciones en el tiempo total de actividad podrían estar reflejando fielmente los cambios en la disponibilidad y calidad del

alimento (p.e. Jeppensen 1989). Esta teoría se apoya en que el período de máxima demanda energética en el corzo (especialmente en hembras en lactancia) coincide con el período óptimo de relación entre cantidad y calidad del alimento disponible en las áreas septentrionales (Stewart *et al.* 1977 y Eastman 1983, ambos en Cederlund 1989) y con los picos en la duración de los períodos de actividad, que asimila a búsqueda de alimento (Cederlund 1989), y relaciona el bajo nivel de tiempo total de actividad durante el invierno con un estado de conservación de energía, que se correspondería con un período en el cual la disponibilidad de alimento es limitada y/o de menor calidad nutricional. Esa teoría se basa en el hecho de que, en las poblaciones centroeuropeas y septentrionales, se ha documentado el descenso de metabolismo en invierno, que se ha explicado como respuesta a la disminución en la calidad de alimento (Drodz *et al.* 1975, Weiner 1973 y 1977).

La situación es diferente en los ecosistemas mediterráneos: el invierno no es un período tan riguroso en cuanto a disponibilidad de alimento (disponibilidad otoñal de bellota e inicio del crecimiento vegetativo herbácea en febrero), pero el verano es completamente distinto: la máxima disponibilidad de recursos tróficos se produce al final de primavera (frente al inicio del verano en las áreas septentrionales) y desde junio va decayendo, mientras que en las áreas más septentrionales es el momento de máxima disponibilidad.

De acuerdo con esta idea, habría que investigar si la disminución en el TTA observada durante el verano guarda relación, como es probable, con un intento de disminuir el gasto de energía en un período, el verano mediterráneo, en el que coinciden requerimientos metabólicos elevados para ambos sexos (cría en las hembras y territorialidad en los machos) con un estado de estrés hídrico en la vegetación. Nuestros resultados sugieren la necesidad de estudiar la respuesta metabólica de la población al ecosistema mediterráneo en general y, en particular, verificar una posible ralentización en la misma durante el verano en respuesta al estrés hídrico en la vegetación.

El patrón de actividad circadiano (PAC) bimodal, con dos picos de actividad sincronizados con ambos crepúsculos, es el comúnmente observado en los cérvidos (p.e. Georgii 1981, Georgii y Schroder 1983, Craighead *et al.* 1973, Collins *et al.* 1978, Jackson *et al.* 1972, Jackson 1977, Geist 1963, Belovsky y Jordan 1983, Cederlund 1989, Errikson *et al.* 1981) aunque también hay evidencias de que la variabilidad interindividual e "interdiaria" en el PAC puede ser muy marcada y traducirse en un patrón irregular (Jackson *et al.* 1972, Georgii and Schroder 1983, Georgii 1984, Cederlund 1989, Soriguer *et al.* 1994a).

Los estudios de poblaciones de corzo coinciden en señalar como característico de la especie el marcado carácter irregular del ritmo de actividad (von Berg 1978, Cederlund 1981, Sémpéré 1982, Jeppensen 1989), tanto a nivel intraindividual (Cederlund 1981, Jeppensen 1989) como interindividual (Cederlund 1981, Maublanc *et al.* 1991). En casi todos los casos en los que la especie ha mostrado un patrón preferentemente bimodal se ha podido identificar alguna circunstancia cuya incidencia pudiera ser la responsable de que a los ejemplares les conviniera ajustar su ritmo de actividad a dos picos de actividad centrados en los crepúsculos (como p.e. la coexistencia en simpatria con competidores, Chapman *et al.* 1993 y Cederlund 1983; la presión de caza, Sáez-Royuela *et al.* 1989; la alimentación nocturna en áreas descubiertas y vuelta durante el día al refugio en bosque, Maublanc *et al.* 1985 y Turner 1980; la influencia humana, Turner 1980, Jeppensen 1989).

La débil incidencia de estos factores en la RPNG (ausencia de competidores, depredadores y débil perturbación humana) puede ser una de las causas de que no se haya puesto de manifiesto un PAC bimodal marcado en los ejemplares seguidos. La comparación de los PAC de una misma especie de cérvido en zonas con niveles de perturbación elevado y débil apoya esta idea (p.e. Van de Veen 1976 y Mann 1983; ambos en Putman 1988).

La escasa sincronización interindividual y la débil similitud interdiaria detectada en los ejemplares de Grazalema ya había sido puesta de manifiesto en varias ocasiones para otras poblaciones (Cederlund 1981, González 1987 en Maublanc *et al.* 1991, Jeppensen 1989). En lo que respecta a la sincronización interindividual, sólo se ha reseñado que alcance niveles apreciables en invierno y en relación con la formación de agregaciones para la alimentación en grupo en áreas con poca cobertura visual (Jeppensen 1989, Maublanc *et al.* 1991). En ambos casos, tanto el bajo grado de gregarismo en la población (véase el Capítulo 6) como los altos niveles de cobertura de ocultación que se alcanzan en la RPNG (véase el Capítulo 5) parecen argumentos suficientes para explicar la débil sincronización interindividual y similitud intradiaria observada. Otra posible explicación al bajo nivel de sincronización encontrado es que pueda estar reflejando una respuesta comportamental dirigida a disminuir los efectos de competencia intraespecífica, optando por una utilización diferenciada de los recursos en el tiempo. Se hace necesario, por tanto, abordar con profundidad el estudio de estas propuestas.

El tiempo total de actividad es una función de la frecuencia y duración de los períodos parciales de actividad y de reposo. La frecuencia diaria de períodos de actividad registrada en los ejemplares estudiados de Grazalema ha coincidido en su rango (6-13) con los descritos en otras poblaciones, aunque no ha manifestado un patrón de variación estacional como en

aquellas, con frecuencia mínima en invierno (el número absoluto varía entre poblaciones: 6, von Berg 1978; 5-8, Ellenberg, 1978; 8, Cederlund 1981 y Turner 1979; 9, Maublanc *et al.* 1991), que se incrementa durante la primavera y alcanza su mayor valor en verano (9, von Berg 1978; 8-14, Ellenberg 1978; 16-18, Turner 1979; 11-12, Cederlund 1981 y Maublanc *et al.* 1991).

Las diferencias detectadas en el tiempo total de actividad entre las poblaciones, en el sentido de un nivel más bajo de actividad en los ejemplares seguidos en Grazalema, podrían ser consecuencia de una duración media de los períodos de actividad menores en nuestros ejemplares (41-50 min) que en las restantes poblaciones (p.e. Cederlund 1981: medias de 58-96 minutos; Jeppensen 1990: medianas de 40-64 minutos). Para el corzo, la distribución y duración de los períodos de descanso-rumia a lo largo del ciclo 24h está relacionada con las limitaciones morfológicas y/o fisiológicas impuestas por el sistema digestivo (Turner 1979; véase el Capítulo 3), por lo que es coherente que las diferencias se manifiesten en la duración y distribución de los pulsos de alimentación-actividad, no en la duración y distribución de los períodos de descanso (Turner 1979; revisión en Jarman 1974).

Disminuir el número de períodos de actividad en verano parece ser la respuesta escogida en los ejemplares de Grazalema para disminuir las niveles totales de actividad, en detrimento de acortar la duración de los mismo. Esto es coherente con los requerimientos tróficos de la especie. La duración y la distribución de los períodos de actividad y de reposo está relacionada con la ingesta de alimento y su procesado (Jeppensen 1989), lo cual está condicionado por la digestibilidad del bolo trófico (Moen 1973), que a su vez depende fundamentalmente de la disponibilidad (cuantitativa y cualitativa) del alimento (Drodz *et al.* 1975, Moen 1979). Se ha comprobado (Cederlund 1981) que el patrón anual de contenido bruto en fibra en varias leñosas importantes en la dieta está positivamente correlacionado con la duración media estacional de los períodos de reposo en el corzo, lo que explica el hecho de que en todas las poblaciones estudiadas la menor duración de los períodos de reposo se sitúe al inicio del verano (p.e. Cederlund 1981 y 1989, Jeppensen 1989, Chapman *et al.* 1993), situación también registrada en los ejemplares de Grazalema. Por otra parte, es general la coincidencia a señalar la tendencia a aumentar la duración de los períodos de actividad durante el invierno, hecho que se ha asimilado a la necesidad de incrementar el esfuerzo de búsqueda de alimento (p.e Cederlund 1981 y 1989). Este no es el caso de Grazalema. Aquí la disminución en la frecuencia de períodos puede ser debida al clima menos frío, a diferencias en las digestibilidad del bolo trófico o un mecanismo tendente a reducir la competencia intraespecífica.

A falta de que nuevos estudios permitan disponer del tamaño muestral necesario para confirmar nuestras propuestas, se pueden apuntar que la diferencia en la tendencia estacional detectada frente a otras poblaciones parece ser el rasgo más característicos del ritmo de actividad de los ejemplares estudiados en Grazalema.

9.5.- CONCLUSIONES

- 1.- El tiempo total de actividad en los ejemplares estudiados se sitúa entre los más bajos registrados para la especie.
- 2.- Se apunta una gran variabilidad en el tiempo total de actividad intra e interindividual.
- 3.- No parece apreciarse un modelo común en el patrón de actividad circadiano de los ejemplares seguidos. No se ha detectado un predominio claro de ninguna fase del día para el desarrollo de la actividad, sino más bien una distribución irregular de la misma entre ejemplares y estaciones
- 4.- Parece detectarse una disminución en el nivel de actividad de los ejemplares en verano, que no parece ir acompañada de un desplazamiento de la actividad hacia el período nocturno.
- 5.- La similitud intraindividual en el PAC entre días sucesivos parece ser escasa
- 6.- Se apunta una débil sincronización interindividual en el PAC diario, lo que podría ser indicativo de un comportamiento de evitación temporal entre los ejemplares.
- 7.- La frecuencia de períodos de reposo ha sido similar a la frecuencia de períodos de actividad en los ejemplares estudiados. Sin embargo, la duración media de los períodos de reposo ha sido superior a la duración de los períodos de actividad.
- 8.- El menor tiempo total de actividad en los ejemplares estudiados en la RPNG podría estar más relacionado con las diferencias en la duración de los períodos de actividad que con una menor frecuencia de los mismos.
- 9.- No se ha detectado la existencia de fases del día predominantes para iniciar los períodos de actividad ni los de reposo.

DISCUSION GENERAL

La reserva del Parque Natural "Sierra de Grazalema" (RPNG) puede considerarse una entidad climática y ambiental particular en su entorno, caracterizada por una notable influencia atlántica. Son reconocidas las vastas diferencias locales que se producen dentro de la Región Mediterránea, en su mayoría resultado del patrón de circulación de las masas de aire, la proximidad del mar y de las montañas y otros acontecimientos locales como la perturbación humana (p.e. Raven 1973). Además, la orografía montañosa, típica de toda el área climática mediterránea, posibilita que a nivel local el clima pueda variar drásticamente en distancias cortas (Aschmann 1973), lo que puede dar lugar a distritos climáticos locales definidos por la altitud, la exposición, la distancia al mar y la disposición de las barreras montañosas (Aschmann 1973, Raven 1973). El incremento en la altura está correlacionado con el incremento en las precipitaciones; además, las exposiciones hacia el mar presentan veranos comparativamente más frescos e inviernos libres de heladas, mientras que en puntos interiores la amplitud térmica es mayor a lo largo del año (Aschmann 1973).

El régimen de lluvias actúa como factor limitante de la actividad vegetativa en el ecosistema mediterráneo (Mooney 1981 en Sáez-Royuela y Tellería 1991) y consecuentemente condiciona la capacidad de carga para muchas especies de herbívoros. Esto corroboraría la importancia que tiene el clima en la distribución geográfica de las especies (Sáez-Royuela y Tellería 1991): la xericidad del medio parece ser un factor determinante específico en la distribución del corzo en la Región Mediterránea (Sáez-Royuela y Tellería 1991), en contraste con las bajas temperaturas y las nevadas que se han apuntado como condicionantes más específicos en latitudes altas (Borg 1970, Fruzinski y Labudzki 1982, Cederlund y Lindstrom 1983). Esto queda reforzado por el hecho de que la especie puede mantenerse en los ecosistemas mediterráneos del centro y sur de la Península Ibérica, pero tiene dificultades para expandirse, en contraste con la situación que manifiesta la especie en el norte peninsular (Braza *et al.* 1994a).

Las tasas de supervivencia y de reproducción de los individuos que viven en un lugar determinado y la vitalidad de sus descendientes son en parte dependientes de la calidad del hábitat que ocupan (Van Horne 1983, Morrison *et al.* 1992). Algunos de nuestros resultados apoyan la idea de que el corzo está viviendo en este ecosistema forestal mediterráneo en condiciones subóptimas respecto a otras poblaciones. La

disminución en el potencial reproductivo que manifiesta la población apunta en esa dirección. Esta respuesta podría ser indicativa de que la población de la RPNG está próxima a alcanzar el límite en la capacidad de carga del medio.

Si bien los índices reproductivos han sido bajos en cuanto a la producción de crías (porcentaje de hembras reproductoras, tamaño de camada, frecuencia de partos múltiples), el número de jóvenes al final del primer invierno es relativamente elevado y se acerca al de otras poblaciones que inicialmente partían de un número mayor de crías producidas. Este hecho parece indicar que la viabilidad de las crías que logran superar el verano es bastante elevada, o dicho de otra manera, que la mortalidad juvenil durante el invierno es generalmente inferior a la de otras poblaciones de la zona eurosiberiana, con la posible excepción de otoños-inviernos excepcionalmente adversos desde el punto de vista climático. Quedaría pendiente abordar la incidencia de la presión de depredación y parasitismo y sus consecuencias en el marco descrito.

El adelanto en el ciclo reproductor registrado en Grazalema responde probablemente a una estrategia que conduce tanto a posibilitar que el nacimiento de las crías coincida con el periodo de máxima disponibilidad de recursos tróficos, como a promover que puedan afrontar el periodo crítico, el verano, en un estado de mayor desarrollo corporal. Considerada globalmente, la población podría haber desarrollado una estrategia reproductiva manifestada en el adelantamiento del ciclo reproductor y en la reducción del potencial reproductor como mecanismo para potenciar la viabilidad de las crías producidas. Esto permitiría afrontar con ciertas garantías de éxito la llegada del periodo crítico en un momento clave en la biología de la especie y que las crías deben afrontar en un estado de desarrollo bastante inferior al que tienen las poblaciones centroeuropeas. La relevancia de esta cuestión queda patente considerando que el periodo juvenil se ha apuntado como una fase decisiva de intervención de los mecanismos de variación y de regulación de las poblaciones de corzo (Gaillard 1988, Gaillard *et al.* 1993a; véase, sin embargo, Bobek 1977).

Ante la complejidad de los factores que probablemente estén influyendo en el éxito reproductivo del corzo (densidad, Kurt 1968; características del hábitat, Kaluzinski 1982; clima, Blant 1987a; predadores, Pedroli *et al.* 1981, Cederlund y Lindstrom 1983),

se hace necesario profundizar en el estudio de esta cuestión para, en su caso, confirmar a qué nivel o niveles (tasa de fecundidad, tasa de natalidad, intensidad de la mortalidad infantil a lo largo del desarrollo, tasa de reclutamiento, etc.) está produciéndose la influencia de cada uno.

Hay controversia en torno a si la dinámica poblacional del corzo opera en el ámbito de la densodependencia (Costa 1992b). Algunos resultados indican que la tasa reproductiva varía en relación con la abundancia (Roucher *et al.* 1985, Loudon 1987), mientras que otros revelan independencia entre las dos variables (Klein y Strandgaard 1972, Bobek 1977). De ser cierto, esto último sugeriría que el fino ajuste espacial provocado por la conducta territorial prevendría a los corzos de superar el nivel de poblamiento a partir del cual se asistiría a una desviación del reparto óptimo de los recursos y a la consecuente merma de fertilidad (Costa 1992b). También se ha relacionado la densidad poblacional comparativamente baja en los ecosistemas mediterráneos con las condiciones de productividad en estos medios (Sáez-Royuela y Tellería 1991).

En este contexto, varios hechos se han puesto de manifiesto en Grazalema: (1) la pérdida de potencial reproductivo respecto a otras poblaciones; (2) la mayor densidad descrita hasta la fecha entre las poblaciones situadas en ecosistemas mediterráneos meridionales; (3) el tamaño del área de campeo estacional está entre los más grandes descritos para la especie, aunque la zona de recorrido diario es similar a la que presentan otras poblaciones.

Es posible que en los ecosistemas centroeuropeos las condiciones ambientales hagan que esta densodependencia no deba manifestarse necesariamente, pero sí podría estar actuando en los ecosistemas mediterráneos. Esta hipótesis deberá ser sometida a prueba más adelante. A título de ejemplo, partiendo del hecho de que los niveles de densidad poblacional alcanzados en Grazalema se sitúan entre los más altos de los ecosistemas mediterráneos del centro y sur de la Península Ibérica, la elevada tasa de parasitismo podría constituir un mecanismo de actuación ligado a la densodependencia.

Las poblaciones animales tienen un condicionante muy fuerte en los déficits periódicos de disponibilidad de recursos (p.e. Wiens 1977, Southwood 1978). Pequeñas

diferencias en la digestibilidad del alimento, o en la ingesta de proteínas, pueden influir notablemente en la ganancia de peso en los ungulados (Blaxter *et al.* 1961, McEwan y Whitehead 1970; Verme y Ozoga 1980, White 1983, Swartz *et al.* 1988, Albon y Langvatn 1992), lo cual puede conducir a una fecundidad más elevada (Iason *et al.* 1986, Albon y Langvatn 1992) y a mejorar la supervivencia (Mitchell 1984).

La concurrencia en el verano de la característica sequía mediterránea y de importantes fases del ciclo anual del animal (desarrollo de las crías, culminación del comportamiento territorial en los machos y celo) hace que este periodo sea una época crítica para la especie. La disponibilidad de recursos tróficos con los que se encuentre el corzo durante el verano afectará al estado físico y salubridad de los individuos y en definitiva condicionará la dinámica y viabilidad de sus poblaciones (Bobek 1977, Gaillard *et al.* 1993a). Mientras que en el bosque caducifolio centroeuropeo el corzo dispone en verano de la alimentación más rica y variada (Holisova *et al.* 1984), en los ecosistemas mediterráneos la calidad nutricional del forraje es mínima en este periodo (Di Castri y Mooney 1973).

Los resultados obtenidos indican que existe una elevada competencia intraespecífica en la población de Grazalema. Se ha detectado un porcentaje elevado de asociación espacial, pero esto no ha implicado una estrecha relación social. En la distribución espacio-temporal de los ejemplares se ha constatado una elevada segregación espacial entre los individuos (áreas de campeo grandes, desde el punto de vista de recursos en y disponibilidad trófica en su interior); alto grado de solapamiento geográfico a nivel de las áreas de campeo estacionales, pero con disposición alejada de los centros de actividad. Asimismo se ha detectado un notorio alejamiento en el campeo diario, hecho que en conexión con el escaso contacto temporal (con baja sincronización intra e interindividual) se puede interpretar como un comportamiento de evitación entre los ejemplares, independiente de su sexo.

Una explicación al bajo nivel de relación social es que pueda estar reflejando una estrategia comportamental dirigida a disminuir los efectos de competencia intraespecífica, optando por una utilización diferenciada de los recursos en el tiempo. El bajo gregarismo detectado, incluso tratándose de una población forestal, parece

apoyar esta idea. El comportamiento territorial manifestado en la población y la elevada segregación socioespacial serían consecuentes con la estrategia trófica de la especie, caracterizada por una alta selectividad. En áreas montañosas, los cambios en el microclima asociados con la topografía incrementan la variabilidad en la distribución, disponibilidad y producción de recursos tróficos. Esto puede dar lugar a la disposición de parches de alimento con calidad nutricional elevada a lo largo de periodos prolongados (Bennet y Mathias 1984, Albon y Langvatn 1992).

Nuestros resultados apuntan la necesidad de estudiar la respuesta metabólica de la especie durante el verano en los ecosistemas mediterráneos. La atracción que ejercen los puntos con agua permanente sobre la disposición espacial de los ejemplares es manifiesta en verano; esto identifica al estrés hídrico como un fuerte condicionante en el comportamiento de la población y un factor de primer orden en el mantenimiento de niveles elevados de competencia intraespecífica.

CONCLUSIONES GENERALES

1.- La Reserva del Parque Natural "Sierra de Grazalema" (RPNG) es un ecosistema mediterráneo forestal de media montaña que abarca 2956 Ha. Desde el punto de vista de la topografía, la acusada variación en altitud, pendiente y exposición conforman un relieve irregular. En cuanto a la vegetación, es destacable que aparezcan estructuras pluriestratificadas con un grado de cobertura apreciable (>21% por estrato) en dos tercios del área de estudio y que 62 especies de leñosas entren a formar parte como constituyentes principales de la misma.

2.- La distribución y la abundancia relativa de las leñosas ha variado localmente en el interior de la RPNG. En función de la composición florística y de la complejidad estructural, se han definido siete comunidades vegetales principales (*XE*: matorral espinoso xeroacántico; *PS*: pinsapar; *EQ*: bosque de encinas y quejigos; *ET*: encinar termomediterráneo; *AL*: alcornocal; *SA*: sabinar; *ME*: matorral esclerófilo), cinco comunidades de transición (*XE-EQ*: transición entre el matorral espinoso xeroacántico y el bosque mixto de encinas y quejigos; *PS-EQ*: transición entre el pinsapar y el bosque mixto de encinas y quejigos; *EQ-ET*: transición entre bosque de encinas y quejigos con el encinar termomediterráneo; *ET-SA*: transición entre el encinar termomediterráneo y el sabinar; *ME-SA*: transición entre el matorral esclerófilo y el sabinar) y tres caracterizadas por su estado de degradación (*DG*: matorral de degradación; *ET-DG*: encinar termomediterráneo degradado; *ME-DG*: matorral esclerófilo degradado; *SA-DG*: sabinar degradado). El pinsapar, el bosque mixto de encinas y quejigos y el encinar termomediterráneo han sido las tres comunidades forestales principales localizadas en la RPNG.

3.- El análisis de la riqueza, distribución y abundancia relativa de las leñosas, la concordancia entre la disponibilidad de recursos tróficos ofertados y la dieta de la especie, y el hecho de que la calidad nutricia del matorral en la RPNG satisfaga sobradamente los requerimientos mínimos propuestos para la especie, permiten suponer, desde el punto de vista trófico, unas condiciones adecuadas en Grazalema para la persistencia y viabilidad de la población de corzo.

4.- La RPNG ofrece posibilidades de bloqueo visual en toda su extensión, y niveles elevados (> 61%) de cobertura de ocultación en un tercio del territorio, lo que permite suponer probabilidades adecuadas de refugio para el corzo frente al clima, a los predadores y a las perturbaciones.

- 5.- La densidad media de corzos en la RPNG ($6,8 \pm 1,9$ ejemplares/km²) se encuadra en el segmento medio-bajo con respecto a las restantes poblaciones europeas, pero es una de las más altas para los ecosistemas mediterráneos del centro y sur de la Península Ibérica.
- 6.- La estructura de la población está equilibrada en torno a un razón de sexos 1:1 para la fracción adulta de la población y una proporción de juveniles que supone en torno al 30% del total de los efectivos.
- 7.- Los índices reproductivos analizados (proporción de hembras reproductoras, proporción de hembras seguidas por crías, número de crías por camada y número de crías por hembra adulta) han mostrado valores bajos en el conjunto de la especie, lo que ha sido interpretado como indicativo de una pérdida de potencial reproductivo en la población de corzos de la RPNG. Sin embargo, se ha apuntado una elevada supervivencia otoñal-invernal de las crías.
- 8.- El ciclo reproductor de la especie en Grazalema (periodo de nacimientos y periodo de celo) está adelantado aproximadamente un mes con respecto a otras poblaciones centroeuropeas. Este hecho se ha interpretado como una adaptación de la población que responde a la necesidad de posibilitar el que las crías puedan afrontar el verano (periodo crítico en los ecosistemas mediterráneos) en un estado de mayor desarrollo corporal.
- 9.- Los corzos de la RPNG han mostrado el menor grado de gregarismo registrado hasta la fecha en la especie. La dependencia que tiene este parámetro de la densidad poblacional (media-baja en la RPNG) y el hecho de que la unidad social básica en el corzo sea el grupo familiar matriarcal, que a su vez está condicionado por el número de crías producidas (bajo en la RPNG), puede explicar parcialmente los resultados obtenidos. A los factores señalados se añaden las características estructurales del hábitat en la RPNG, que previsiblemente no contribuirán a fomentar la agregación de los individuos.
- 10.- La tendencia gregaria ha variado estacionalmente, de acuerdo con las tendencias descritas para la mayoría de las poblaciones de la especie (máximo agrupamiento en otoño-invierno). La tendencia al aislamiento ha sido mayor en los machos que en las hembras, en todas las estaciones.

11.- El tamaño del área de campeo estacional en Grazalema se encuadra entre los más elevados descritos para la especie. No se ha detectado una influencia significativa de los factores sexo, estación y/o año sobre el tamaño del área de campeo.

12.- Los corzos han establecido áreas de campeo continuas y han concentrado sus actividades en aproximadamente la cuarta parte del área de campeo estacional. No se han detectado diferencias significativas en este comportamiento ligadas al sexo o a la estación. Se ha comprobado que el tamaño del área nuclear responde de forma directa a las variaciones que experimenta el tamaño del área de campeo en estaciones sucesivas.

13.- El tamaño del área recorrida diariamente ha mostrado una elevada variabilidad interindividual. Por término medio, cada ejemplar ha recorrido diariamente la quinta parte de su área de campeo estacional. Ambos sexos han coincidido en presentar los mayores porcentajes relativos de campeo diario (respecto al tamaño del área de campeo estacional) en primavera, y los menores en verano.

14.- La fidelidad interestacional en la ubicación del área de campeo ha sido elevada, aunque ha disminuido a nivel de su utilización (establecimiento de áreas nucleares). Esto ha sido relacionado con las ventajas que la familiaridad con el entorno reporta al animal, con independencia de que haya una modificación en la utilización de los recursos.

15.- Las relaciones espaciales entre los ejemplares se rigen por un notable grado de solapamiento entre las áreas de campeo estacionales. Sin embargo, la consideración del hecho de que el solapamiento sea muy inferior a nivel de las áreas nucleares y, sobre todo, la constatación de que la distancia que separa a dos ejemplares cualesquiera en un momento dado es siempre superior a la distancia que separa sus respectivos centros de actividad estacionales, ha permitido postular que las relaciones espaciales interindividuales están condicionadas por la manifestación de un comportamiento de evitación espacio-temporal entre los ejemplares. La tendencia a la separación entre los ejemplares es máxima de febrero a mayo, coincidiendo con el periodo de nacimientos, y mínima entre junio y septiembre, coincidiendo con el periodo de celo y la sequía estival.

16.- Los parámetros descriptores del hábitat que han explicado la mayor parte de la variabilidad detectada en la distribución espacial de los corzos en la RPNG han sido la pendiente, la cobertura arbórea, la densidad arbórea, la cobertura arbustiva y la estructura de la vegetación. Este resultado permite considerar que la distribución espacial

de los corzos en Grazalema tiene como determinante principal el valor del hábitat como refugio y que el corzo se ha comportado en Grazalema con una vocación claramente forestal.

17.- El uso del hábitat ha sido significativamente diferente de la disponibilidad ofertada, lo que ha puesto de manifiesto un comportamiento claro de selección por parte de los corzos hacia ciertas categorías de los descriptores del hábitat, para todas las variables analizadas (altitud, pendiente, exposición, cobertura arbórea, cobertura arbustiva, cobertura subarbustiva, densidad arbórea, densidad arbustiva, densidad subarbustiva, número de leñosas arbóreas, número de leñosas arbustivas, número de leñosas subarbustivas, estructura de la vegetación, comunidades vegetales y cobertura de ocultación).

18.- Los corzos han mostrado un comportamiento de selección positivo hacia las siguientes categorías de hábitat: (1) el rango altitudinal 701-900m, (2) las pendientes suaves (5-20%), (3) las estructuras más complejas (ES5 y ES6: pluriestratificadas y con al menos dos estratos que superen el 60% de cobertura), (4) las coberturas arbóreas intermedias (11-20%) y las arbustivas y subarbustivas muy densas (> 60%), (5) los valores más altos de densidad de matorral arbustivo y subarbustivo, (6) el incremento en la diversidad del estrato subarbustivo, (7) el bosque mixto de encinas y quejigos y las comunidades de transición (EQ-ET, ET-SA y ME-SA). El hecho de que algunas de estas categorías de hábitat muestren una estrecha asociación entre sí permite suponer que algunas de los comportamientos de selección positiva señalados para los corzos de Grazalema constituyan probablemente respuestas reflejas.

19.- Se ha detectado un comportamiento de selección negativo hacia (1) las alturas inferiores a 700 m y superiores a 1100 m., (2) las exposiciones al sur, (3) las pendientes superiores al 60%, (4) las estructuras de vegetación monoestratificadas, (5) los niveles inferiores de cobertura y densidad de matorral arbustivo y subarbustivo, (6) la baja diversidad específica en el número de leñosas, (7) el matorral xeroacántico y las comunidades degradadas.

20.- La importancia del nivel de protección del hábitat, señalada por el patrón de distribución espacial de la población, se ha visto corroborada por el comportamiento de selección de los corzos hacia los niveles más altos de cobertura de ocultación (>60%) y el rechazo de los restantes.

21.- Los corzos radiomarcados se han situado más agrupados en torno a los puntos con agua permanente durante el periodo de junio a septiembre que durante el resto del año. Esta situación se ha interpretado como indicativa de la necesidad de aporte externo de agua que tienen los animales en un periodo, el verano, que en los ecosistemas mediterráneos se caracteriza por la disminución en el contenido hídrico de la vegetación.

22.- El verano se apunta como el principal periodo crítico para la población, en claro contraste con lo que sucede en el centro y norte del área de distribución de la especie, donde es el invierno.

23.- Los resultados obtenidos permiten deducir la persistencia de un elevado nivel de competencia intraespecífica en la población de corzos de Grazalema. El desarrollo de un comportamiento de evitación espacio-temporal entre los ejemplares parece ser uno de los mecanismos establecidos para disminuir su incidencia.

BIBLIOGRAFIA

- Aebischer N.J., Robertson P.A. and Kenward R.E. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology* 74: 1313-1325.
- Agencia de Medio Ambiente (A.M.A). 1988. *Plan de Uso y Protección del Parque Natural de La Sierra de Grazalema*. Junta de Andalucía, Sevilla. 1-76 p.
- Aitken R.J. 1975. Cementum layers and tooth wear as criteria for ageing roe deer (*Capreolus capreolus*). *J. Zool.* 175: 15-28.
- Aitken R.J. 1981. Aspects of delayed implantation in the roe deer (*Capreolus capreolus*). *J. Reprod. Fert.* suppl. 29: 83-95.
- Albaret M. 1987. Contribution a l'étude de la variabilité spatiale et temporelle du nombre de faons par femelle de chevreuil (*Capreolus capreolus* L.). *Gibier Faune Sauvage* 4: 363-376.
- Albon S.D. and Langvatn R. 1992. Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. *Oikos* 65: 502-513.
- Albon S.D., Mitchell B. y Staines B.W. 1983. Fertility and body weight in female red deer: a density dependent relationship. *J. Anim. Ecol.* 52: 969-980.
- Alexander R.D. 1974. The evolution of social behaviour. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 325-383.
- Aldredge J. R. and Ratti J.T. 1986. Comparison of some statistical techniques for analysis of resource selection. *J. Wildl. Manage.* 50: 157-165.
- Aldredge J. R. and Ratti J.T. 1992. Further comparison of some statistical techniques for analysis of resource selection. *J. Wildl. Manage.* 56: 1-9.
- Allen A.W., Terrell J.W., Mangus W.L. and Lindquist E.L. 1991. Application and partial validation of a habitat model for moose in the Lake Superior Region. *Alces* 27: 50-64.
- Altmann M. 1963. Naturalistic studies of maternal care in moose and elk. In: *Maternal behaviour in mammals* (ed. L.H. Rheingold) pp: 233-253. Wiley, New York.
- Alvarez G. 1988. Problemas asociados a la aplicación del transecto lineal para el censo de las poblaciones de cérvidos en un biotopo mediterráneo (Quintos de Mora, Toledo). *Ecología* 2: 233-249.
- Alvarez G. 1990. El uso del cereal por las poblaciones de cérvidos (*Cervus elaphus*, *Dama dama* y *Capreolus capreolus*) en una finca cinegética mediterránea. *Ecología* 4: 159-169.
- Andersen J. 1953. Analysis of a danish roe deer population (*Capreolus capreolus* L.). *Dan. Rev. Game Biol.* 2: 127-155.
- Andersen J. 1961. Biology and Management of roe Deer in Denmark. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 1: 41-53.
- Andersen J. 1962. Roe deer census and population analysis by means of modified marking release technique. In: *The exploitation of natural animal populations* (eds. E.D. Le Cren and M.W. Hodgate). Blackwell Scientific Publications, Oxford.

- Andersen R. 1991a. Habitat changes in moose ranges: effects on migratory behavior, site fidelity and size of summer home-range. *Alces* 27: 85-92.
- Andersen R. 1991b. Habitat deterioration and the migratory behaviour of moose (*Alces alces* L.) in Norway. *J. Appl. Ecol.* 28: 102-108.
- Anderson D.J. 1982. The home range: a new non-parametric estimation technique. *Ecology* 63: 103-112.
- Anderson D.R., Laake J.L., Crain B.R. and Burnham K.P. 1979. Guidelines for line transect sampling of biological populations. *J. Wildl. Manage.* 43: 70-78.
- Andrewartha H.G. and Birch L.C. 1954. *The distribution and abundance of animals*. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Aparicio, A. y Silvestre, S. 1987. *Flora del Parque Natural de la Sierra de Grazalema*. Monografía nº 5 de la A.M.A. de la Junta de Andalucía, Sevilla. 303 pp.
- Aragón S. 1993. El corzo (*Capreolus capreolus*) en Cádiz: caracterización y encuadre de sus poblaciones en el conjunto de la especie. Tesis Doctoral. Univ. Sevilla, Sevilla. 191 pp.
- Aragón S., Delibes Senna J.R., San José C. y Braza F. 1992. Situation actuelle du chevreuil à Cadix (Espagne). *Bull. Mens. O.N.C.* 170: 24-26.
- Aragón S., Braza F. y San José C. 1995a. Características morfológicas de los corzos (*Capreolus capreolus*) de las Sierras de Cádiz-Málaga. *Doñana Acta Vertebrata* 22: 51-64.
- Aragón S., Braza F. y San José C. 1995b. Socioeconomic, physiognomic and climatic factors determining the distribution pattern of roe deer (*Capreolus capreolus*) in Spain. *Acta Theriologica* 40: 37-44.
- Arnold G.W., Steven D.E. and Grassia A. 1990. Associations between individuals and classes in groups of different size in a population of western grey kangaroos, *Macropus fuliginosus*. *Aust. Wildl. Res.* 17: 561-575.
- Aschmann H. 1973. Distribution and peculiarity of Mediterranean Ecosystems. In: *Mediterranean Type Ecosystems* (Di Castri F. and Mooney H.A. eds.) pp: 11-21. Springer-Verlag, Berlin. 393 pp.
- Aschoff J., Daan S. and Groos G.A. 1982. *Vertebrate Circadian Systems: Structure and Physiology*. Springer-Verlag, Berlin. 355 pp.
- Asensi, A. y B. Díez Garretas. 1987. Andalucía Occidental. En: *La vegetación de España* (ed. M. Peinado y S. Rivas-Martínez). pp: 199-230. Universidad de Alcalá de Henares, Alcalá de Henares.
- Aulak W. and Babinska-Werka J. 1990a. Estimation of roe deer density based on the abundance and rate of disappearance of their faeces from the forest. *Acta Theriol.* 35: 111-120.
- Aulak W. and Babinska-Werka J. 1990b. Use of agricultural habitats by roe deer inhabiting a small forest area. *Acta Theriol.* 35: 121-127.
- Aulak W. and Babinska-Werka J. 1990c. Preference of different habitats and age classes of forest by roe deer. *Acta Theriol.* 35: 289-298.
- Axelrod D.I. 1973. History of the Mediterranean Ecosystem in California. In: *Mediterranean Type Ecosystems* (Di Castri F. and Mooney H.A. eds.) pp: 225-283. Springer-Verlag, Berlin. 393 pp.

- Barbault R. 1981. *Ecologie des populations et des peuplements*. Masson, Paris.
- Barrette C. 1991. The size of axis deer fluid groups in Wilpattu National Park, Sri Lanka. *Mammalia* 55: 207-220.
- Barth D., Giménez T., Hoffmann B. and Karg H. 1976. Testosteronkonzentrationen im peripheren Blut beim Rehbock (*Capreolus capreolus*). *Z. Jagdwiss.* 22: 134-148.
- Bateson P.P.S. (ed.). 1983. *Mate Choice*. Cambridge Univ. Press., Cambridge.
- Beier P. y McCullough D.R. 1990. Factors influencing white-tailed deer activity patterns and habitat use. *Wildl. Monographs* 109: 1-51.
- Bekoff M. and Mech L.D. 1984. Simulation analysis of space use: home range estimates, variability and sample size. *Behavior Research methods, Instruments and Computers* 16: 32-37.
- Bekoff M., Daniels T.J. and Gittleman J.L. 1984. Life history patterns and the comparative social ecology of carnivores. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 191-232.
- Bel Ortega, C. y A. García Lázaro. 1990. *La Sierra Norte*. Diputación de Cádiz, Cádiz.
- Bell W.J. 1991. *Searching Behaviour*. Chapman and Hall, London.
- Belovsky G.E. 1978. Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. *Theor. Pop. Biol.* 14: 103-134.
- Belovsky G.E. 1981. Food plant selection by a generalist herbivore: the moose. *Ecology* 62: 1020-1030.
- Belovsky G.E. 1984. Herbivore optimal foraging: a comparative test of three models. *Amer. Natur.* 124: 97-115.
- Belovsky G.E. 1990. How important are nutrient constraints in optimal foraging models or are spatial temporal factors more important?. In: *Behavioural Mechanism of food selection* (ed. R.H. Hughes). pp: 255-279. NATO ASI series, vol. 20. Springer-Verlag, Berlin.
- Belovsky G.E. and Jordan P.A. 1978. The time energy budget of moose. *Theor. Pop. Biol.* 14: 76-104.
- Beltrán J.F. 1988. Ecología y conducta espacio-temporal del lince ibérico (*Lynx pardina*) en el Parque Nacional de Doñana. Tesis Doctoral. Univ. Sevilla, Sevilla.
- Beltrán J.F. 1991. Radiotelemetría: aplicaciones a la gestión de la fauna. En: *Manual de Ordenación y Gestión Cinegética* (eds. Fuentes, Pajuelo y Sánchez). IFEBA, Badajoz.
- Ben-Shakar R. y Skinner J.D. 1988. Habitat preferences of african ungulates derived by uni- and multivariate analyses. *Ecology* 69: 1479-1485.
- Berg von F.C. 1978. Zum Raum Zeit System des Rehen. *Allg. Forstz.* 3: 48-50.
- Berger J. 1978. Group size, foraging and antipredator plays: an analysis of bighorn sheep decisions. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4: 91-99.
- Berger J. 1988. Social systems, resources and phylogenetic inertia: and experimental test and limitations. In: *The Ecology of Social Behaviour* (ed. C.N. Slobodchikoff). pp: 157-188. Academic Press, New York.

- Berthier J.L. 1986. Quelques aspects de la médecine des ruminants sauvages en captivité. *Rec. Méd. Vét.* 162: 397-410.
- Bertram B.C.R. 1978. Living in groups: predator and prey. In: *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (eds J.R. Krebs and N.B. Davies). pp: 64-96. Blackwell, Oxford.
- Bideau E., Vincent J.P., Quéré J.P. et Angibault J.M. 1983a. Note sur l'évolution de l'association mère-jeune chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L. 1758) étudiée para la technique du radio-tracking. *Mammalia* 47: 477-482.
- Bideau E., Vincent J.P. et Maire F. 1983b. Evolution saisonniere de la taille des groupes chez le chevreuil en milieu forestier. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 37: 161-169.
- Bideau E., Vincent J.P., Quéré J.P. et Angibault J.M. 1983c. Occupation de l'espace chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.). I: cas des males. *Acta Ecol. (Ecol. Appl.)* 4: 163-184.
- Bideau E., Vincent J.P., Maublanc M.L. et González, R. 1987. Dispersion chez le jeune chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) étude sur une population en milieu forestier. *Acta Ecol. (Ecol. Appl.)* 8: 135-148.
- Bideau E., Gerard J.F., Vincent J.P. and Maublanc M.L. 1993. Effects of age and sex on space occupation by european roe deer . *J. Mamm.* 74: 745-751.
- Blancou J. 1983. Serologic testing of wild roe deer (*Capreolus capreolus*) from Trois Fontaines forest, region of eastern France. *J. Wildl. Manage.* 19: 271-273.
- Blancou J. et Barrat T. 1984. Pathologie des ongulés sauvages de France. Bilan des recherches récentes. *Gibier Faune Sauvage* 4: 87-95.
- Blant M. 1987a. Dynamique de population, condition et constitution du chevreuil (*Capreolus capreolus* L., 1758) dans les cantons de Nèuchâtel et Vaud (Ouest de la Suisse). Thèse Doctorale. Univ. Nèuchâtel, Suisse. 160 pp.
- Blant M. 1987b. Détermination des effectifs et gestion des populations de chevreuil (*Capreolus capreolus* L.). *Schweiz. Z. Forstwiss.* 10: 855-868.
- Blant M., Chappuis F., Maire J.A., Mermoud C. et Pedrolì J.C. 1982. La biologie du chevreuil *Capreolus capreolus* L. dans le Canton de Nèuchâtel (Suisse). II. Evolution du sex-ratio depuis 1950. III. Evolution du poids depuis 1942. *Mammalia* 46: 457-466.
- Bobek B. 1977. Summer food as the factor limiting roe deer population size. *Nature* 268: 47-49.
- Bobek B. 1978. Strategies of roe deer management in various forest ecosystems. *Trans. XIIIth IUGB Congress*: 244-251.
- Bobek B. 1980. A model for optimization of roe deer management in Central Europe. *J. Wildl. Manage.* 44: 837-848.
- Bobek B. 1984. Management of a roe deer population in a deciduous forest in Southern Poland. *Acta Zool. Fennica* 172: 241-242.
- Bobek B., Weiner J. and Zielinski J. 1972. Food supply and their consumption by deers in a deciduous forest of Southern Poland. *Acta Theriol.* 17: 187-202.

- Bobek B., Perzanowski K., Siwanowicz J. and Zielinski J. 1979. Deer pressure on forage in a deciduous forest. *Oikos* 32: 373-380.
- Bobek B., Boyce M.S. and Kosobucka M. 1984. Factors affecting red deer (*Cervus elaphus*) population density in Southeastern Poland. *J. Appl. Ecol.* 21: 881-890.
- Boisaubert B. and Boutin J.M. 1988. *Le Chevreuil*. Haitier, Paris .
- Bon R. and Campan R. 1989. Social tendencies of the Corsican mouflon (*Ovis ammon musimon*) in the Caroux-Espineuse Massif. *Behav. Process.* 19: 57-78.
- Bookhout T.A. (ed.) 1995. *Research and management techniques for wildlife and habitats*. The Wildlife Society, Bethesda.
- Borg K. 1962. Predation on roe deer in Sweden. *J. Wildl. Manage.* 26: 133-136.
- Borg K. 1970. On mortality and reproduction of roe deer in Sweden during the period 1948-1969. *Vitrelyv* 7: 121-147.
- Borowski S. and Kossak S. 1975. The foods habits of deer in the Bialowieza Primeval Forest. *Acta Theriol.* 20: 463-506.
- Botkin D.B., Mellilo J.M. and Wu L.S.Y. 1981. How ecosystem processes are linked to large mammal population dynamics. In: *Dynamics of large mammal population* (Fowler C.W. and Smith T.D. eds.). pp: 373-385. John Wiley & Sons, New York.
- Boulanger J.G. and White G.C. 1990. A comparison of home range estimators using Monte Carlo simulation. *J. Wildl. Manage.* 54: 310-315.
- Boutin J.M. 1990. Le statut du chevreuil (*Capreolus capreolus*) au Portugal et les recherches effectuées sur cette espèce. *Bull. Mens. O.N.C.* 143: 35-37.
- Boutin J.M., Gaillard J.M., Delorme D. et Van Laère G. 1987. Suivi de l'évolution de la fécondité chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) par l'observation des groupes familiaux. *Gibier Faune Sauvage* 4: 255-265.
- Bowyer R.T. 1981. Activity, movement and distribution of Roosevelt Elk during rut. *J. Mammal.* 62: 574-582.
- Bowyer R.T. 1984. Sexual segregation in southern mule deer. *J. Mammal.* 65: 410-417.
- Bramley P.S. 1970. Territoriality and reproductive behaviour of roe deer. *J. Reprod. Fert.* suppl. 11: 43-70.
- Braza F. and San Jose C. 1990. Population parameters of fallow deer at Doñana National Park (SW Spain). *Acta Theriol.* 35: 277-288.
- Braza F., García J.E. and Alvarez F. 1986. Rutting behaviour of fallow deer. *Acta Theriol.* 31: 467-478.
- Braza F., Varela I. et Cases V. 1989. Les populations de chevreuils (*Capreolus capreolus*) dans la Sierra de Cadix (sud de l'Espagne). *Bull. Mens. O.N.C.* 135: 25-28.
- Braza F., San José C., Aragón S. y Delibes Senna J.R. 1994a. *El Corzo andaluz*. Junta de Andalucía, Sevilla. 155 pp.

- Braza F., Soriguer R.C., San José C., Delibes Senna J.R., Aragón S., Fandos P. y León L. 1994b. *Métodos para el estudio y manejo de cérvidos*. Junta de Andalucía, Sevilla. 81 pp.
- Bresinski W. 1982. Grouping tendencies in roe deer under agrocenosis conditions. *Acta Theriol.* 27: 327-347.
- Bronson F.H. 1989. *Mammalian reproductive biology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Brown J.L. and Orians G.H. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 239-262.
- Bubenik A.B. 1960. Le rythme nyctéméral et le régime journalier des ongulés sauvages. Problèmes théoriques: rythme d'activité du chevreuil. *Mammalia* 24: 1-59.
- Bubenik A.B. 1965. Beitrag zur Geburtskunde und zu den Mutterkind-Beziehungen des Reh- (*Capreolus capreolus*) und Rotwildes (*Cervus elaphus*). *Z. Säugetierk.* 30: 65-228.
- Bunnell F.L. 1987. Reproductive tactics of Cervidae and their relationships to habitat. In: *Biology and management of the Cervidae* (ed. C.M. Wemmer). pp: 145-167. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Bunnell F.L. and Harestad A.S. 1991. Activity budgets and body weight in mammals. In: *Current Mammal.* pp: 245-305.
- Burnham K.P., Anderson D.R. and Laake J.L. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildl. Monogr.* n° 72.
- Burnham K.P., Anderson D.R. and Laake J.L. 1981. Line transect estimation of bird populations using a Fourier series. *Stud. Avian Biol.* 6: 446-482.
- Burnham K.P., Anderson D.R. and Laake J.L. 1985. Efficiency and bias in strip and line transect sampling. *J. Wildl. Manage.* 49: 1012-1018.
- Burt W.H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J. Mamm.* 24: 346-352.
- Buttner K. 1980. Untersuchungen zum Einfluss von Grosse und Zusammensetzung des Wintersprungs beim Rehwild auf die Zeitdauer verschiedener Verhaltensweisen. *Z. Jagdwiss.* 26: 181-194.
- Byers C.R., Steinhorst R.K. and Krausman P.R. 1984. Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *J. Wildl. Manage.* 48: 1050-1053.
- Cabrera, A. 1914. *Fauna Ibérica: Mamíferos*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Cabrera, A. 1916. Un nuevo cérvido español. *Bol. Real Soc. Esp. Hist. Nat.*, 16: 175-176.
- Capel Molina, J.J. 1981. *Los climas de España*. Oikos-Tau, Madrid.
- Carroll R.L. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. Freeman & Co., New York.
- Cary J. 1989. *Spatial Ecology Analysis System (SEAS)*. University of Wisconsin, Madison.
- Castián E. und Leranoz I. 1991. Verbreitung und Dichte des Rehwilds (*Capreolus capreolus*) im Norden der Iberischen Halbinsel. *Z. Jagdwiss.* 37: 99-106.

- Caswell H. 1989. Life-history strategies. In: *Ecological Concepts* (J.M. Cherrer ed.). pp: 285-308. Blackwell Scientific Publications, London.
- Caughley G. 1976. Wildlife management and the dynamics of ungulate populations. *Appl. Biol.* 1: 183-246.
- Caughley G. 1977. *Analysis of vertebrate populations*. John Wiley & Sons, London.
- Cederlund G. 1981. Daily and seasonal activity pattern of roe deer in a boreal habitat. *Vitrelvy* 11: 315-353.
- Cederlund G. 1982. Mobility response of roe deer (*Capreolus capreolus*) to snow depth in a boreal habitat. *Vitrelvy* 12: 40-61.
- Cederlund G. 1983. Home range dynamics and habitat selection by roe deer in a boreal area in Central Sweden. *Acta Theriol.* 28: 443-460.
- Cederlund G. 1989. Activity patterns in moose and roe deer in a north boreal forest. *Holar. Ecol.* 12: 39-45.
- Cederlund G. 1993. How do we census roe deer?. In: *The First European Roe Deer Meeting* (ed. S. Lockowandt). pp: 13-14. Grimsö-Ekenas, Sweden.
- Cederlund G. and Nyström A. 1981. Seasonal differences between moose and roe deer in ability to digest browse. *Holar. Ecol.* 4: 59-65.
- Cederlund G. and Lemnell P. 1980. Activity recording of radio-tagged animals. *Biotelemetry Patient Monitoring* 7: 206-214.
- Cederlund G. and Lindström E. 1983. Effects of severe winters and fox predation on roe deer mortality. *Acta Theriol.* 28: 129-145.
- Cederlund G. and Okarma H. 1988. Home range and habitat use of adult female moose. *J. Wildl. Manage.* 52: 336-343.
- Cederlund G. and Kjellander P. 1991. Effects of chasing by hunting dogs on roe deer. *Trans. XXth IUGB Congress (Hungary)*: 363-370.
- Cederlund G., Ljungqvist H., Markgren G. and Stalfelt F. 1980. Foods of moose and roe deer at Grimsö in Central Sweden. Results of rumen content analyses. *Vitrelvy* 11: 169-247.
- Cibien C. 1984. Variations saisonnières de l'utilisation de l'espace en fonction des disponibilités alimentaires chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.). Thèse 3^e Cycle. Univ. Tours, France. 72 pp.
- Cibien C. and Sempéré A. 1989. Food availability as a factor in habitat use by roe deer. *Acta Theriol.* 34: 111-123.
- Cibien C., Bideau E., Boisaubert B. and Maublanc M.L. 1989a. Influence of habitat characteristics on winter social organisation in field roe deer. *Acta Theriol.* 34: 219-226.
- Cibien C., Boisaubert B. and Maublanc M.L. 1989b. Répartition du chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) dans les agroécosystèmes du nord de la France. *Mammalia* 53: 126-129.

- Cibien C., Bideau E., Boisaubert B., Biran H. and J.M. Angibault. 1995. Seasonal diet and habitat use in field roe deer (*Capreolus capreolus*) in the Picardie region. *Gibier Faune Sauvage*, 12: 37-49.
- Clarke J.D., Dunn J.E. and Smith K.G. 1993. A multivariate model of female black bear habitat use for a Geographic Information System. *J. Wildl. Manage.* 57: 519-526.
- Clutton-Brock T.H. and Harvey P.H. 1978a. Mammals, resources and reproductive strategies. *Nature* 273: 191-195.
- Clutton-Brock T.H. and Harvey P.H. 1978b. Comparative approaches to investigating adaptation. In: *Behavioural Ecology* (Krebs J.R. and Davies N.B. eds.). pp: 7-29. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Clutton-Brock T.H. and Albon S.D. 1983. Climatic variation and body weight of roe deer. *J. Wildl. Manage.* 47: 1197-1201.
- Clutton-Brock T.H. and Albon S.D. 1989. *Red deer in the Highlands*. BSP Professional Books, Oxford. 260 pp.
- Clutton-Brock T.H., Guinness F.E. and Albon S.D. 1982. *Red deer: Behavior and ecology of two sexes*. Edinburgh Univ. Press, Chicago.
- Collins W.B., Urness P.J. and Austin D.D. 1978. Elk diets and activities on different lodgepole pine habitat segments. *J. Wildl. Manage.* 42: 799-810.
- Corbet G.B. 1978. *The Mammals of the Palearctic Region: a taxonomic review*. Cornell Univ. Press, London.
- Costa L. 1992a. Ecología del corzo en las montañas cantábricas. Modelo de gestión. Tesis Doctoral. Univ. de León, León. 339 pp.
- Costa L. 1992b. Una propuesta de gestión cinegética para el corzo en el Norte de España. *Ecología* 6: 165-185.
- Cottam D.F. y Storm G.L. 1988. Accuracy and efficiency associated with radio-tracking deer. *Biotelemetry* 10: 195-204.
- Craighead J.J., Craighead F.C., Ruff R.L. and O'Gara B.W. 1973. Home ranges and activity patterns of non-migratory elk of the Madison Drainage herd as determined by telelemetry. *Wildl. Monographs* 33: 1-50.
- Crain B.R., Burnham K.P., Anderson D.R. and Laake J.L. 1978. *A fourier series estimator of population density for line transect sampling*. Utah State Univ. Press.
- Crook J.H. 1970. *Social behaviour in birds and mammals*. Academic Press, New York.
- Crook J.H., Ellis J.E. and Goss-Custard J.D. 1976. Mammalian social systems: structure and function. *Anim. Behav.* 24: 261-274.
- Cumming H.G. 1974. Fraying behaviour and management of roe deer. In *The behaviour of ungulates and its relation to management* (ed V. Geist and F. Walther). pp: 813-829. IUCN Publ. new series 24, Morges.

- Chaplin R.E., Chapman D.I. and Prior R. 1966. An examination of the uterus and ovaries of some female roe deer (*Capreolus capreolus* L.) from Wiltshire and Dorset, England. *J. Zool.* 148: 570-574.
- Chapman D.I. and Chapman N.G. 1971. Further observations on the incidence of twins in roe deer *Capreolus capreolus*. *J. Zool.* 165: 505-509.
- Chapman D.I. and Chapman N.G. 1975. *Fallow deer: their history, distribution and biology*. Terence Dalton Lavenham.
- Chapman N.G., Claydon K., Claydon M., Forde P.G. and Harris S. 1993. Sympatric populations of muntjac (*Muntiacus reevesi*) and roe deer (*Capreolus capreolus*): a comparative analysis of their ranging behaviour, social organisation and activity. *J. Zool.* 229: 623-640.
- Chapman N., Harris S. and Standford A. 1994. Reeves's Muntjac (*Muntiacus reevesi*) in Britain: their history, spread, habitat selection and the role of human intervention in accelerating their dispersal. *Mammal Rev.* 24: 113-160.
- Cherret J.M. 1989. Key concepts. In: *Ecological Concepts* (Cherret J.M. ed.). pp: 1-17. Blackwell Scientific Publications, Oxford, G.B. 385 pp.
- Chu D.S., Hoover B.A., Fuller M.R. and Geissler P.H. 1988. Telemetry location error in a forested habitat. In: *Biotelemetry* 10: 155-168.
- Dajoz R. 1974. *Dynamique des populations*. Collection d'Ecologie 6. Masson, Paris.
- Danilkin A.A. 1985. Karyotypes of eurasian roe deer. A hypothesis of species differentiation. *Dokl. Biol. Sci.* 285: 1513-1516.
- Danilkin A.A., Markov G.G., Gerasimov G. and Nikolov K. 1985. Craniometric investigation of siberian roe deer (*Capreolus pygargus* Pall.). *Dokl. Biol. Sci.* 285: 503-506.
- Davis E.D. (ed). 1982. *Handbook of census methods for terrestrial vertebrates*. CRC Press, Florida.
- Day G.I., Schemnitz S.D. and Taber R.D. 1987. Captura y marcaje de animales silvestres. En: *Manual de Técnicas de Gestión de Vida Silvestre* (eds. R. Rodríguez Tarrés). pp: 63-94. Wildlife Society Inc. Bethesda.
- Delibes Senna J.R., Braza F., San José C. and Aragón S. 1991. First results about habitat selection by red and roe deer in the South of Spain. *Trans. XXth IUGB Congress (Hungary)*: 49-55.
- Delorme D. et Léger F. 1990. A propos de l'attaque d'un faon de chevreuil (*Capreolus capreolus*) par un chat forestier (*Felis sylvestris*). *Gibier Faune Sauvage* 7: 403-407.
- Delorme D., Gaillard J.M. et Jullien J.M. 1988. Intérêt de l'étude de la période juvenile pour le suivi de l'évolution d'une population de chevreuils (*Capreolus capreolus*). *Gibier Faune Sauvage* 5: 15-26.
- Demarchi M. W. y Bunnell F.L. 1993. Estimating forest canopy effects on summer thermal cover for Cervidae (deer family). *Can. J. For. Res.* 23: 2419-2426.
- Denis M. 1991. L'alimentation estivale comme facteur limitant la capacité territoriale des habitats pour le chevreuil (*Capreolus capreolus*). *Trans. XXth IUGB Congress (Hungary)*: 56-65.

- Di Castri F. and Mooney H.A. (ed.). 1973. *Mediterranean Type Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin. 393 pp.
- Diot A. 1987. Comportement de marquage du chevreuil mâle (*Capreolus capreolus*). In: *Organisation sociale chez les vertébrés*. INRA, Paris. p: 121-130.
- Dixon K. R. and Chapman J.A. 1980. Harmonic mean measure of animal activity areas. *Ecology* 61: 1040-1044.
- Don B.A.C. and Rennolls K. 1983. A home range model incorporating biological attraction points. *J. Anim. Ecology* 52: 69-81.
- Drodz A. 1979. Seasonal intake and digestibility of natural foods by roe deer. *Acta Theriol.* 24: 137-170.
- Drodz A. and Osiecki A. 1973. Intake and digestibility of natural foods by roe deer. *Acta Theriol.* 18: 81-91.
- Drodz A., Weiner J. Gebzynska Z. and Krasinska M. 1975. Some bioenergetic parameters of wild ruminants. *Pol. Ecol. Stud.* 1: 85-101.
- Dubray, D. (ed.) 1990. *Symposium sur les techniques de capture et du marquage des ongulés sauvages*. FDC Herault, Montpellier. 344 pp.
- Dulphy J.P., Remond B. and Theriez M. 1980. Ingestive behaviour and related activities in ruminants. In: *Digestive physiology and metabolism in ruminants*. MTP Press. pp: 103-122.
- Dulphy J.P., Jouany J.P., Martin-Rosset W. and M. Theriez. 1994. A comparative study of intake and digestibility of forages in herbivores. A review. *Annales de Zootechnie* 43: 11-32.
- Duncan P. 1983. Determinants of the use of habitat by horses in a Mediterranean wetland. *J. Anim. Ecol.* 52: 93-109.
- Dunn J.E. and Gipson P.S. 1977. Analysis of radio telemetry data in studies of home range. *Biometrics* 33: 85-101.
- Dzieciolowski R. 1970a. Foods of the red deer determined by rumen content analysis. *Acta Theriol.* 15: 89-110.
- Dzieciolowski R. 1970b. Food selectivity in the red deer towards twigs of trees, shrubs and dwarf shrubs. *Acta Theriol.* 15: 361-365.
- Dzieciolowski R. 1976a. Estimating ungulate numbers in a forest by track counts. *Acta Theriol.* 21: 217-222.
- Dzieciolowski R. 1976b. Roe deer census by pellet-group counts. *Acta Theriol.* 21: 351-358.
- Dzieciolowski R. 1979. Structure and spatial organization of deer populations. *Acta Theriol.* 24: 3-21.
- Eberhardt L.L. 1978. Transect methods for population studies. *J. Wildl. Manage.* 42: 1-32.
- Eberhardt L.L. 1979. Line-transect based on right angle distances. *J. Wildl. Manage.* 43: 768-774.
- Eberhardt L.L. 1981. Comments on transect methodology. In: *Symposium on Census and Inventory Methods for Populations and Habitat* (eds. Miller F.L. and Gunn A.). pp: 17-39.

- Edge W.D., Marcum C.L. and Olson S.L. 1985. Effects of logging activities on home range fidelity of elk. *J. Wildl. Manage.* 49: 741-744.
- Eiberle K. 1979. Zur Ermittlung der Zuwachsrate beim Rehwild mittels Feldbeobachtungen. *Z. Jagdwiss* 25: 9-21.
- Eisenberg J.F. 1966. The social organisation of mammals. *Handb. Zool.* 8: 1-92.
- Eisenberg J.F. 1981. *The mammalian radiations. An analysis of trends in evolution, adaptation and behaviour.* Atholone Press, London.
- Eisfeld D. 1976. Ernährungsphysiologie als Basis für die ökologische Beurteilung von Rehpopulationen. *Rev. Suisse Zool.* 83: 914-928.
- Ellenberg H. 1974. Ueberlebensraten von Rehkintzen im Rehgatter Stammham. *Z. Jagdwiss* 20: 48-50.
- Ellenberg H. 1978. Zur Populationsökologie des Rehes (*Capreolus capreolus* L.) in Mitteleuropa. *Spixiana*, 2: 1-211.
- Elton C. 1927. *Animal Ecology.* Sidgwick and Jackson, London, G.B.
- Emlen J.M. 1966. The role of time and energy in food preference. *Amer. Natur.* 100: 611-616.
- Endler J.A. 1977. *Geographic variation, speciation and clines.* Princeton University Press, Princeton.
- Erriksson L., Kallquist M. and Mossing T. 1981. Seasonal development of circadian and short-term activity in captive reindeer, *Rangifer tarandus*. *Oecologia* 48: 64-70.
- Espmark Y. 1969. Mother-young relations and development of behaviour in roe deer (*Capreolus capreolus* L.). *Viltrevy*, 6: 461-540.
- Espmark Y. 1974. Social behaviour of roe deer at winter feeding stations. *Appl. Anim. Ethol.* 1: 35-47.
- Estes R.D. 1974. Social organisation of the African Bovidae. In: *The Behaviour of ungulates and its relationships to management* (ed. V. Geist and F. Walther). IUCN, Suiza.
- Evans P.G.H. 1979. Habitat preferences of ungulates in closed savanna of Central Africa. *Mammal Review* 9: 19-32.
- Fandos P. 1986. *Aspectos ecológicos de la población de cabra montés (Capra pyrenaica) en las Sierras de Cazorla y Segura (Jaén).* Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- Fandos P. 1991. La cabra montés (*Capra pyrenaica*) en el Parque Natural de las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas. *Colección Técnica ICONA-CSIC.* 175 pp.
- Fandos P. 1994. Skull biometry of Spanish roe deer (*Capreolus capreolus*). *Folia Zoologica* 43: 11-20.
- Fandos P. y J.F. Orueta. 1991. Variaciones morfológicas en el cráneo del corzo (*Capreolus capreolus* L.). *Doñana, Acta Vert.* 18: 159-171
- Fandos P. and Reig S. 1993. Craniometric variability in two populations of roe deer (*Capreolus capreolus*) from Spain. *J. Zool.* 231: 39-49.

- Fandos P., Martínez T y Palacios F. 1987. Estudio sobre la alimentación del corzo (*Capreolus capreolus*) en España. *Ecología* 1: 161-186.
- Fandos P., Soriguer R.C. y Delibes Senna J.R. 1992. Estudio de evaluación y seguimiento de las poblaciones de ungulados silvestres en el Coto Nacional de Cazorla, Segura y Las Villas. Informe técnico AMA-CSIC 51 pp.
- FAO. 1991. *Mapa mundial de suelos*. Roma, 142 pp.
- Ferreras P. 1994. Patrones de dispersión del lince ibérico (*Lynx pardina*) en Doñana e implicaciones para su conservación. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Focardi S. and Paver-Fontana S.L. 1992. A theoretical study of the socioecology of ungulates. *Theor. Pop. Biol.* 41: 121-134.
- Ford R.G. 1983. Home range in a patchy environment: optimal foraging predictions. *Amer. Zool.* 23: 315-326.
- Ford R.G. and Krumme D.W. 1979. The analysis of space use patterns. *J. Theor. Biol.* 76: 125-155.
- Forde P. 1989. Comparative ecology of muntjac (*Muntiacus reevesi*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) in a commercial coniferous forest. PhD Thesis. Univ. Bristol, Bristol.
- Fowler C.W. and Smith T.D. (eds.). 1981. *Dynamics of large mammal population*. John Wiley & Sons, New York.
- Fowler J. and Cohen L. 1990. *Practical statistics for field biology*. John Wiley & Sons, New York.
- Franklin W.L., Mossman A.S. and Dole M. 1975. Social organisation and home range of Roosevelt elk. *J. Mamm.* 56: 102-108.
- Fruzinski B. and Labudzki L. 1982a. Demographic processes in a forest roe deer population. *Acta Theriol.* 27: 365-375.
- Fruzinski B. and Labudzki L. 1982b. Sex and age structure of a forest roe deer population under hunting pressure. *Acta Theriol.* 27: 377-384.
- Fruzinski B., Kaluzinski J. and Baksalary J. 1982. Weight and body measurements of forest and field roe deer. *Acta Theriol.* 27: 479-488.
- Fruzinski B., Labudzki L. and Wlazelko M. 1983. Habitat, density and spatial structure of the forest roe deer population. *Acta Theriol.* 28: 243-258.
- Fryxell J.M. 1991. Forage quality and aggregation in large herbivores. *Amer. Natur.* 138: 478-498.
- Fuller T.K. 1990. Dynamics of a declining white-tailed deer population in North-Central Minnesota. *Wildl. Monographs* 110: 1-37.
- Futuyma D. J. 1986. *Evolutionary Biology* (2nd Ed.). Sinauer Associates, Massachusetts.
- Gaillard J.M. 1988. Contribution à la dynamique des populations de grands mammifères: l'exemple du chevreuil (*Capreolus capreolus*). Thèse Doctorat. Univ. Lyon, Lyon.

- Gaillard J.M., Boisaubert B., Boutin J.M. and Clobert J. 1985. Analyse préliminaire des taux de survie de deux populations françaises de chevreuil. *XVII IUGB Congress, Brussels*: 261-268.
- Gaillard J.M., Delorme D., Boutin J.M., Van Laère G., Boisaubert B. y Pradel R. 1993a. Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. *J. Anim. Ecol.* 62: 778-791.
- Gaillard J.M., Delorme D. and Jullien J. 1993b. Effects of cohort, sex and birth date on body development of roe deer (*Capreolus capreolus*) fawns. *Oecologia* 94: 57-61.
- Gaillard J.M., Boutin J.M. et Van Laere G. 1993c. Dénombrer les populations de chevreuils par l'utilisation du line transects. Etude de faisabilité. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 48: 73-85.
- García-Petit J., Porta F. y Boson J. 1989. Primeros resultados de la reintroducción del corzo (*Capreolus capreolus*) en el Parc Natural de Cadí-Moixeró. *Acta Biol. Montana* 9: 103-106.
- Garrot R.A., White G.C., Bartmann R.M. and Weybright D.L. 1986. Reflected signal bias in biotelemetry triangulation systems. *J. Wildl. Manage.* 50: 747-752.
- Gates C.E. 1979. Line transect and related issues. In: *Sampling Biological Populations* (eds. Cormack R.M., Patil G.P. and Robson D.S.). pp: 71-154.
- Gebczynska Z. 1980. Food of the roe deer and the red deer in the Bialowieza Primeval Forest. *Acta Theriol.* 25: 487-500.
- Geist V. 1963. On the behaviour of the North American moose (*Alces alces andersoni*) in British Columbia. *Behaviour* 20: 377-416.
- Geist V. 1971. *Mountain sheep: a study in behaviour and evolution*. Univ. of Chicago Press.
- Geist V. 1974. On the relationships of social evolution and ecology in ungulates. *Amer. Zool.* 14: 205-220.
- Geist V. 1981. On the reproductive strategies in ungulates and some problems of adaptation. in: *Evolution Today*. II Intern. Congress System. and Evol. Biol. 111-132.
- Geist V. 1982. Adaptive behavioural strategies. In: *The ecology and management of north American Elk*. (ed. J.W. Thomas y D.E. Towell). Wildlife Management Institute, Washington DC.
- Geist V. 1984. Le comportement social des ongulés, un reflet des caractéristiques de la population?. *Gibier Faune Sauvage* 1: 361-364.
- Geist V. 1989. Environmental guided phenotype plasticity in mammals and some of its consequences to theoretical and applied biology. In: *Alternative life-history styles of Animals* (ed. M.N. Bruton) pp: 153-176.
- Geist V. 1990. On speciation in Ice Age Mammals, with special reference to cervids and caprids. *Can. J. Zool.* 65: 1967-1084.
- Geist V. and Bayer M. 1988. Sexual dimorphism in the Cervidae and its relation to habitat. *J. Zool.* 214: 45-53.
- Georgii B. 1980. Home range patterns of female red deer (*Cervus elaphus*) in the Alps. *Oecologia* 47: 278-285.

- Georgii B. 1981. Activity patterns of female red deer (*Cervus elaphus*) in the Alps. *Oecologia* 49: 127-136.
- Georgii B. 1984. Activity patterns of free-ranging red deer (*Cervus elaphus*). *Acta Zool. Fennica* 172: 81-83.
- Georgii B. and Schroder W. 1983. Home range and activity patterns of male red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Alps. *Oecologia* 58: 238-248.
- Gill R. 1990. Monitoring the status of european and nort american cervids. In: *The Global Environment Monitoring System (GEMS) n° 8*. United Nations Environment Programme. Nairobi.
- Giller P.J. 1984. *Community Structure and the Niche*. Chapman and Hall, London, G.B.
- Goffin R.A. et De Crombrugge S.A. 1976. Régime alimentaire du cerf (*Cervus elaphus*) et du chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) et criteres de capacité stationelle de leurs habitats. *Mammalia* 40: 355-371.
- Gotfryd A. and Hansell R.I.C. 1985. The impact of observer bias on multivariate analyses of vegetation structure. *Oikos* 45: 223-234.
- Gould S.J. and Vrba, E.S. 1982. Exaptation. A missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4-15.
- Greenwood P.J. and Swingland I.R. 1984. Animal movement: approaches, adaptations and constraints. In: *Ecology of the animal movement* (ed. I.R. Swingland and P.J. Greenwood). pp: 1-5. Clarendon Press, Oxford.
- Grinnell J. 1917. The niche-relationships of the California Trasher. *Auk* 34: 427-433.
- Gross J.E., Hobbs N.T. and Wunder B.A. 1993. Independent variables for predicting intake rate of mammalian herbivores: biomass density, plant density or bite site?. *Oikos* 68: 75-81.
- Groves C.P. and Grubb P. 1987. Relationshiops of living deer. In: *Biology and management of the Cervidae* (C.M. Wemmer ed.). pp: 21-59. Smithsonian Institution Press, Washington D.C. 577 pp.
- Gutián J. y Bermejo T. 1987. Aplicación de dos métodos de censo de corzo (*Capreolus capreolus*) en una población de las montañas cantábricas occidentales. *Munibe* 39: 59-63.
- Gutiérrez A. 1977. Informe preliminar sobre la patología del corzo (*Capreolus capreolus*) en la Reserva Nacional de Saja (Santander). *Bol. Est. Cent. Ecol.* 6: 91-95.
- Hanley T.A. 1982. The nutritional basis for food selection by ungulates. *J. Range Manage* 35: 146-151.
- Hanley T.A. 1984. Habitat patches and their selection by wapiti and black-tailed deer in a coastal montane coniferous forest. *J. Appl. Ecol.* 21: 423-436.
- Harestad A.S. and Bunnell F.L. 1979. Home range and body weight. A reevaluation. *Ecology* 60: 389-402.
- Harper J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York.
- Harris S., Cresswell J., Forde P.G., Trehwella W.J., Woollard T. and Wray S. 1990. Home range analysis using radio-tracking data: a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal. Rev.* 20: 97-123.

- Hartl G.B. and Reimoser H. 1988. Biochemical variation in roe deer (*Capreolus capreolus* L.): are r-strategist among deer genetically less variable than K-strategist? *Heredity* 60: 221-227.
- Hartl G.B., Reimoser F., Willing R. and Köller J. 1991. Genetic variability and differentiation in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) of Central Europe. *Genetic, Selection, Evolution* 23: 281-299.
- Hartl G.B., Markov G., Rubin A., Findo S., Lang G., and R. Willing. 1993. Allozyme diversity within and among populations of three ungulate species (*Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*, *Sus scrofa*) of Southeastern and Central Europe). *Z. Säugetierkunde* 58: 352-361.
- Haslett J. R. 1990. Geographic information Systems: a new approach to habitat definition and the study of distributions. *TREE* 5: 214-218.
- Hayes R.J. and Buckland S.T. 1983. Radial distance models for the line transect method. *Biometrics* 39: 29-42.
- Hayne D.W. 1949a. Calculation of size of home range. *J. Mamm.* 30: 1-18.
- Hayne D.W. 1949b. An examination of the strip census method for estimating animal populations. *J. Wildl. Manage.* 13: 145-157.
- Hearney A.W. and Jennings T.J. 1983. Annual foods of the red deer (*Cervus elaphus*) and the roe deer (*Capreolus capreolus*) in the east of England. *J. Zool.* 204: 565-570.
- Heezen K.L. and Tester J.R. 1967. Evaluation of radiotracking by triangulation with special reference to deer movements. *J. Wildl. Manage.* 31: 124-141.
- Helle P. 1980. Food composition and feeding habits of the roe deer in winter in Central Finland. *Acta Theriol.* 25: 395-402.
- Henry B.A.M. 1978a. A comparison of the winter diet of roe deer and sheep. *J. Zool.* 185: 270-273.
- Henry B.A.M. 1978b. Diet of the roe deer in an english conifer forest. *J. Wildl. Manage.* 42: 937-940.
- Henry B.A.M. 1981. Distribution patterns of roe deer (*Capreolus capreolus*) related to the availability of food and cover. *J. Zool.* 194: 271-275.
- Herbold H., Suchentrunk F., Wagner S., Willing R. and Mar R. 1991. Behavioural and heart rate reactions in roe deer during disturbance experiments. Preliminary results. *Trans. XXth IUGB Congress (Hungary)*: 566-571.
- Herrenschmidt V. et Leger F. 1987. Le lynx, le point sur la colonisation naturelle du Jura et les premiers résultats du suivi scientifique des animaux réintroduits dans les Vosges. *Bull. Mens. ONC* 115: 15-25.
- Herrera C.M. 1984. Tipos morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo del sur de España. *Studia Oecologica* 5: 7-34.
- Herzog S., Mushövel C., and Herzog A. 1993. Lack of genetic transferrin variation in European roe deer (*Capreolus capreolus* Linné). *Z. Säuget.*, 58: 155-159.
- Hillman J.C. 1987. Group size and association patterns of the common eland (*Tragelaphus oryx*). *J. Zool.* 213: 641-663.

- Hillman J.C. 1988. Home range and movement of the common eland (*Tragelaphus oryx*) in Kenya. *Afr. J. Ecol.* 26: 135-148.
- Hinge M.D.C. 1986. Ecology of red and roe deer in a mixed-age conifer plantation: comparative studies on habitat selection, ranging behaviour and feeding strategies. PhD Thesis. Univ. Aberdeen, Aberdeen.
- Hirth D.H. 1977. Social behaviour of white-tailed deer in relation to habitat. *Wildl. Monographs* 53: 1-55.
- Hobbs N.T., Baker D.L., Ellis J.E., Swift D.M. and Green R.A. 1982. Energy and nitrogen based estimates of elk winter range carrying capacity. *J. Wild. Manage.* 46: 12-21.
- Hoffmann G. 1974. Méthodes de recensement des populations de cerf (*Cervus elaphus*) et chevreuil (*Capreolus capreolus*). *Bull. Mens. O.N.C.* N° spécial 2: 3-35.
- Hofmann R.R. 1981. Zum Ernährungsverhalten und zum wechselnden Nährstoff- und Energiebedarf von Reh-, Gams- und Rotwild in Mittel-europa. *Jagd und Hege*, 6: 26-28.
- Hofmann, R.R. 1985. Digestive physiology of the deer-their morphophysiological specialization and adaptation. *Bull. R. Soc. N.Z.*, 22: 393-407.
- Hofmann R.R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive systems. *Oecologia* 78: 443-457.
- Hofmann R.R., Saber A.S., Pielowski Z. and Fruzinski B. 1988. Comparative morphological investigations of forest and field ecotypes of roe deer in Poland. *Acta Theriol.* 33: 103-114.
- Holand O. 1992a. Fat indices versus ingesta-free body fat in european roe deer. *J. Wildl. Manage.* 56: 241-245.
- Holand O. 1992b. Winter digestive strategy of a concentrate selector in Norway: the european roe deer. *Can. J. Zool.* 70: 1331-1335.
- Holisova V., Obrtel R. and Kozena I. 1982. The winter diet of roe deer in the southern Moravian agricultural landscape. *Folia Zool.* 31: 209-225.
- Holisova V., Kozena I. and Obrtel R. 1984. The summer diet of field roe deer bucks (*Capreolus capreolus* L.) in Southern Moravia. *Folia Zool.* 33: 193-208.
- Holisova V., Obrtel R. and Kozena I. 1985. Fragmentation of food in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Folia Zool.* 34: 101-109.
- Holisova V., Kozena I. and Obrtel R. 1986. Rumen content vs. faecal analysis to estimate roe deer diets. *Folia Zool.* 35: 21-32.
- Homolka M. 1991. The diet of *Capreolus capreolus* in a mixed woodland environment in the Dražanská Vrchovina Highlands. *Folia Zool.* 40: 307-315.
- Hood R.E. and J. M. Inglis. 1974. Behavioural responses of white-tailed deer to intensive ranching operations. *J. Wildl. Manage.* 38: 488-498.
- Hosey G.R. 1981. Annual foods of the Roe deer (*Capreolus capreolus*) in the south of England. *J. Zool.* 194: 276-279.

- Hrabe V. and Koubek P. 1990. Craniometry of field roe deer (*Capreolus capreolus*). *Folia Zool.* 39: 15-23.
- Hrabe V. and Koubek P. 1991. Postnatal skull growth in male roe deer (*Capreolus capreolus*) between 11 months and 11 years of age. *Folia Zool.* 40: 97-106.
- Hutchinson G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Hutchinson G.E. 1978. *An introduction to population ecology*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Illius A.W. y Gordon I.J. 1987. The allometry of food intake in grazing ruminants. *J. Anim. Ecol.* 56: 989-999.
- Jackson J.E. 1977. The annual diet of the fallow deer (*Dama dama*) in the New Forest (Hampshire) as determined by rumen content analysis. *J. Zool.* 181: 465-473.
- Jackson J.E. 1980. The annual diet of the roe deer (*Capreolus capreolus*) in the New Forest (Hampshire) as determined by rumen content analysis. *J. Zool.* 192: 71-83.
- Jacobs J. 1974. Quantitative measurement of food selection. *Oecologia* 14: 413-417.
- Jacquemart E., Cibien C., Chabanet B., Boisaubert B. and Aine D. 1989. Impact du chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) de plaine sur les rendements en blé. *Gibier Faune Sauvage* 6: 171-181.
- James F.C. y McCullough C.E. 1990. Multivariate analysis in Ecology and Systematics: Panacea or Pandora's box?. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 21: 129-166.
- Janeau G.L., Quere J.P., Spitz F. et Vincent J.P. 1979. Le radiotracking en forêt, expériences menées sur le chevreuil (*Capreolus capreolus*). *Ann. Zool. Ecol. Anim.* 11: 131-144.
- Janeau G., Quéré J.P., Spitz F. et Vincent J.P. 1981. Etude par radiotracking des variations saisonnières de l'étendue du domaine vital de cinq chevreuils (*Capreolus capreolus* L.). *Biol. Behav.* 6: 291-304.
- Jaremovic R.V. and Croft D.B. 1987. Comparison of techniques to determine eastern grey kangaroo home range. *J. Wildl. Manage.* 51: 921-930.
- Jarman P.J. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48: 215-266.
- Jarman P.J. and Jarman M.V. 1979. The dynamics of ungulate social organization. In: *Serengeti: Dynamics of an Ecosystem* (ed. A.R.E. Sinclair and M. Norton-Griffiths). pp: 185-220. Chicago Univ. Press, Chicago.
- Jarman P.J. and Sinclair A.R.E. 1979. Feeding strategy and the pattern of resource partitioning in ungulates. In: *Serengeti: Dynamics of an Ecosystem* (ed. A.R.E. Sinclair and M. Norton-Griffiths). pp: 130-163. Chicago Univ. Press, Chicago.
- Jedrzejewski W., Jedrzejewska B., Okarma H and Ruprecht A.L. 1992. Wolf predation and snow cover as mortality factors in the ungulate community of the Bialowieza National Park, Poland. *Oecologia* 90: 27-36.

- Jelinski D.E. 1991. On the use of chi-square analyses in studies of resource utilization. *Can. J. For. Res.* 21: 58-65.
- Jenkins K.J. and Wright R.G. 1988. Resource partitioning and competition among cervids in the northern Rocky mountains. *J. Appl. Ecol.* 25: 11-24.
- Jennrich R.I. and Turner F.B. 1969. Measurement of non-circular home-range. *J. Theor. Biol.* 22: 277-337.
- Jeppesen J.L. 1987. The disturbing effects of orienteering and hunting on roe deer (*Capreolus capreolus*). *Danish Review of Game Biology* 11: 1-23.
- Jeppesen J.L. 1989. Activity patterns of free-ranging roe deer (*Capreolus capreolus*) at Kalo. *Danish Review of Game Biology* 13: 2-30.
- Jeppesen J.L. 1990. Home range and movements of free-ranging roe deer (*Capreolus capreolus*) at Kalo. *Danish Review of Game Biology* 14: 2-13.
- Jeppesen J.L. 1995. Breakdown of mother-infant bond in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Gibier Faune Sauvage* 12: 65-72.
- Jewell P.A. 1966. The concept of home range in mammals. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 18: 85-109.
- Johnson D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61: 65-71.
- Johnson T.H. 1984. Habitat and social organisation of roe deer (*Capreolus capreolus*). Phd Thesis, Univ. of Southampton.
- Jullien J.M., Vassant J., Delorme D. et Brandt S. 1987. Une technique de capture de groupes de sangliers particulièrement efficace: le filet tombant. *Gibier Faune Sauvage* 4: 203-208.
- Kaluzinski J. 1974. The occurrence and distribution of field ecotype of roe deer in Poland. *Acta Theriol.* 19: 291-300
- Kaluzinski J. 1982a. Dynamics and structure of a field roe deer population. *Acta Theriol.* 27: 385-408.
- Kaluzinski J. 1982b. Composition of the food of roe deer living in fields and the effects of their feeding on plant production. *Acta Theriol.* 27: 457-470.
- Kattel B. and Alldredge A.W. 1991. Capturing and handling of the himalayan musk deer. *Wildl. Soc. Bull.* 19: 397-399.
- Kenward, R. 1987. *Wildlife Radio Tagging*. Academic Press, London.
- Kie J.G., Evans C.J., Loft E.R. and Menke J.W. 1991. Foraging behaviour by mule deer: The influence of cattle grazing. *J. Wildl. Manage.* 55: 665-674.
- Klein D.R. 1970. Food selection by North American deer and their response to over utilization of preferred plant species. (In: *Animal populations in relation to their food resources*. Ed. A. Watson). British Ecological Soc. Symp., 10: 25-46. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Klein D.R. and Strandgaard H. 1972. Factors affecting growth and body size on roe deer. *J. Wildl. Manage.* 36: 64-79.

- Koepl J. W., Slade N.A. and Hoffman R.S. 1975. A bivariate home range model with possible application to ethological data analysis. *J. Mamm.* 56: 81-90.
- Kossak S. 1976. The complex character of the food preferences of Cervidae and phytocenosis structure. *Acta Theriol.* 21: 359-373.
- Kossak S. 1981a. Hand-rearing and care of a group of roe deer. *Acta Theriol.* 26: 207-218.
- Kossak S. 1981b. Development of food habits in roe deer. *Acta Theriol.* 26: 483-494.
- Kossak S. 1983. Trophic relations of roe deer in a fresh deciduous forest. *Acta Theriol.* 28: 83-127.
- Koubek P. and Hrabě V. 1991. Growth of the skull in roe bucks (*Capreolus capreolus*) in the first 15 months of life. *Folia Zool.* 40: 203-214.
- Kowalski K. 1981. *Mamíferos. Manual de Teriología*. H. Blume, Madrid. 532 pp.
- Kratochvíl Z. 1984. Veränderungen am Gebiss des Rehwildes (*Capreolus capreolus* L.). *Folia Zool.* 33: 209-222.
- Kratochvíl Z. und Kux Z. 1984. Kranio-metrische Untersuchungen an Reh Geissen. *Acta Sci. Nat. Brno* 18: 1-55.
- Krausmann P.R. 1978. Forage relationships between two deer species in Big Bend National Park, Texas. *J. Wildl. Manage.* 42: 101-107.
- Krebs J.R. and Davies C.R. 1978. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Blackwell, Oxford.
- Krebs C.J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper and Row, New York.
- Kufeld R.C., Bowden D.C. and Schrupp D.L. 1988. Habitat selection and activity patterns of female mule deer in the Front Range, Colorado. *J. Range Manage.* 41: 515-522.
- Kurt F. 1968. Zusammenhänge zwischen Verhalten und Fortpflanzungsleistung beim Reh (*Capreolus capreolus* L.). *Z. Jagdwiss* 14: 97-106.
- Kurt F. 1991. *Das Reh in der Kulturlandschaft. Sozialverhalten und Ökologie eines Anpasserrers*. Paul Parey, Hamburg.
- Laake J.L., Burnham K.P. and Anderson D.R. 1979. *User's manual for program TRANSECT*. Utah State Univ.
- Langtvan R. and Hanley T.A. 1993. Feeding patch choice by red deer in relation to forage efficiency - An experiment. *Oecologia* 95: 164-170.
- Lawrence A.B. and Wood-Gush D.G.M. 1988. Home range, behaviour and social organization of scottish black sheep. *J. Appl. Ecol.* 25: 25-40.
- Lazo A. 1992. *Socioecología del ganado bovino asilvestrado de la Reserva Biológica de Doñana*. Tesis Doctoral. Univ. de Sevilla. 370 pp.
- Leach R.H. and Edge W.D. 1994. Summer home range and habitat selection by white-tailed deer in the Swan Valley, Montana. *Northwest Sci.* 68: 31-36.

- Lee J.E., White G.C., Garrot R.A., Bartmann R.M. and Alldredge A.W. 1985. Accessing accuracy of a radiotelemetry system for estimating animal locations. *J. Wildl. Manage.* 49: 658-663.
- Lehmann E. von. 1958. Chevreuils d'Asie et d'Europe. Contribution a l'etude du genre *Capreolus*. *Mammalia* 22: 262-270.
- Lehmann E. von. 1960. Entstehung und Auswirkung der Kontakzone zwischen dem Europäischen und Siberischen Reh. *Säugetier. Mitteil.* 8: 97-102.
- Lent P.C. 1974. Mother-infant relationships in ungulates. In: *The behaviour of ungulates and its relation to management* (Geist V. and Walther P. eds.). IUCN publications new series, 24: 14-55. Morges.
- Lenth R.V. 1981. On finding the source of a signal. *Technometrics* 23: 149-154.
- León L., Astorga R. y Cubero M.J. 1994. Aproximación al estado sanitario de los corzos de Cádiz. En: *El Corzo Andaluz* (F. Braza, C. San José, S. Aragón y Delibes Senna J.R.). pp: 97-102. Junta de Andalucía. Sevilla. 155 p.
- Leuthold W. 1977. *African Ungulates: a comparative review of their ethology and behavioural ecology*. Springer-Verlag, Berlin. 305 pp.
- Leuthold W. and Leuthold B.M. 1975. Patterns of social grouping in ungulates of Tsavo National Park, Kenya. *J. Zool.* 175: 405-420.
- Levins R. 1968. *Evolution in Changing environments*. Princenton University Press, Princenton, New Jersey.
- Liberg O., Johansson A., Lockowandt S. and Wahlström K. 1991. Density effects in roe deer demography. *Trans. XXth IUGB Congress (Hungary)*: 125-130.
- Lindstedt S.L., Miller B.J. and Buskirk S.W. 1986. Home range, time and body size in mammals. *Ecology* 67: 413-418.
- Linnell J. and Andersen R. 1995. Site tenacity in roe deer: short-term effects of logging. *Wildl. Soc. Bull.* 23: 31-35.
- Litvaitis J.A., Titus K. y Anderson E.M. 1994. Measuring vertebrate use of terrestrial habitats and foods. In: *Research and Management techniques for wildlife and habitats* (Ed. by T. A. Bookhout). pp: 254-274. Fifth ed. The Wildlife Society, Bethesda.
- Loehle C. 1990. Home range: a fractal approach. *Landscape Ecology* 5: 39-52.
- Loft E.R., Menke J.W., Kie J.G. and Bertram R.C. 1987. Influence of cattle stocking rate on the structural profile of deer hiding cover. *J. Wildl. Manage.* 51: 655-664.
- Loft E.R., Kie J.G. and Menke J.W. 1993. Grazing in the Sierra Nevada: home range and space use patterns of mule deer as influenced by cattle. *Calif. Fish and Game* 79: 145-166.
- Lorenzini R., Patalano M., Apollonio M. and Mazzarone V. 1993. Genetic variability of roe deer (*Capreolus capreolus*) in Italy. Electrophoretic survey of populations of different origin. *Acta Theriologica* 38: 141-151.
- Lott D.F. 1984. Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. *Behaviour* 88: 266-325.

- Lott D.F. 1991. *Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Loudon A.S.I. 1987. The influence of forest habitat structure on growth, body size and reproduction in roe deer (*Capreolus capreolus* L.). In: *Biology and Management of the Cervidae* (ed. C.M. Wemmer). pp: 559-567. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Loustau D. et Pellerin J.L. 1986. Repartition et activités du Chevreuil (*Capreolus capreolus*) dans une forêt périurbaine. *Bulletin d'Ecologie* 17: 109-120.
- Lovari C., Mattioli L., Mazzarone V., Siemoni N. and Pedone P. 1992. Biometric statistics of two populations of roe deer (*Capreolus capreolus* L.) in Tuscany, Italy. In: *Ongulés/Ungulates 91* (eds. Spitz F., Janeau G., Gonzalez G. et Aulagnier S.). pp: 133-136. S.F.E.P.M.-I.R.G.M. Paris.
- Lyon, L.J. 1987. *HIDE2: Evaluation of elk hiding cover using a personal computer*. USDA Forest Service, Res. Note Int-365. 2 pp.
- MacArthur R.H. 1968. The theory of the niche. In: *Population biology and evolution* (Ed. by R.C. Lewontin). pp: 156-176. Syracuse University Press, Syracuse, New York.
- MacArthur R.H. 1972. *Geographical Ecology: patterns in the distribution of species*. Reimpresión en 1984 por la Princeton University Press, Princeton.
- MacArthur R.H. and Pianka E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Amer. Natur.* 100: 603-609.
- MacDonald D.W., Ball F.G. and Hough N.G. 1980. The evaluation of home range size and configuration using radio tracking data. In: *A Handbook on Biotelemetry and Radiotracking* (ed. Amlaner and MacDonald). pp: 405-424. Pergamon Press, Oxford.
- Mace G.M. and Harvey P.H. 1983. Energetic constraints on home range size. *Amer. Natur.* 121: 120-132.
- Mace G.M., Harvey P.H. and Clutton-Brock T.H. 1983. Vertebrate home-range size and energetic requirements. In: *The Ecology of Animal Movement* (eds. I.R. Swingland and P.J. Greenwood). Clarendon Press, Oxford. pp: 32-53.
- Maillard D. et Picard J.F. 1987. Le régime alimentaire automnal et hivernal du Chevreuil (*Capreolus capreolus*) dans une hêtraie calcicole déterminé par l'analyse des contenus stomacaux. *Gibier Faune Sauvage* 4: 1-30.
- Maillard D., Boisaubert B. et Gaillard, J.M. 1989. La masse corporelle: un bioindicateur possible pour le suivi des populations de chevreuils (*Capreolus capreolus* L.). *Gibier Faune Sauvage* 6: 57-68.
- Maizeret C. 1988. Strategies alimentaires des chevreuils: les fondements écologiques d'une diversification du régime. *Acta Oecol., Ecol. Appl.* 9: 191-211.
- Maizeret C. et Tran Manh Sung D. 1984. Etude du régime alimentaire et recherche du déterminisme fonctionnel de la sélectivité chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) des Landes de Gascogne. *Gibier Faune Sauvage* 3: 63-103.
- Maizeret C., Boutin J.M., Cibien C. and Carlino J.P. 1989. Effects of population density on the diet of roe deer and the availability of their food in Chizé. *Acta Theriol.* 34: 235-246.

- Maizeret C., Bidet F., Boutin J.M. et Carlino J.P. 1991. Influence de la composition chimique des végétaux sur les choix alimentaires des chevreuils. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 46:
- Majeswska B., Pielowski Z. and Labudzki L. 1982. The level of some energy metabolism indices in forest and field populations of roe deer. *Acta Theriol.* 27: 471-477.
- Manly B.F.J., MacDonald L.L. and Thomas D.L. 1993. *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*. Chapman and Hall, London.
- Marcum C. L. and Loftsgaarden D.O. 1980. A nonmapping technique for studying habitat preferences. *J. Wildl. Manage.* 44: 963-968.
- Markov G. 1987. Geographic variability and taxonomy of the genus *Capreolus* Gray 1821. *XVIIIth IUGB Congress, Krakow (Poland)*.
- Markowski J. and Markowska M. 1988. Non-metrical variation in three populations of roe deer. *Acta Theriol.* 33: 519-536
- Martínez T. 1992. Estrategia alimentaria de la cabra montés (*Capra pyrenaica*) y sus relaciones tróficas con los ungulados silvestres y domésticos en S^a Nevada, S^a de Gredos y S^a de Cazorla. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. 522 pp.
- Matrai K and Kabai P. 1989. Winter plant selection by red and roe deer in a forest habitat in Hungary. *Acta Theriol.* 34: 227-234.
- Mattioli L., Lovari C., Mazzarone V., Pedone P. and Siemoni N. 1992. Ecological aspects of the roe deer (*Capreolus capreolus* L.) population of the Casentinesi Forest National Park. In: *Ongulés/Ungulates 91* (eds. Spitz F., Janeau G., Gonzalez G. et Aulagnier S.). pp: 527-530. S.F.E.P.M.-I.R.G.M. Paris.
- Maublanc M. 1986. Utilisation de l'espace chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) en milieu ouvert. *Gibier Faune Sauvage* 3: 297-311.
- Maublanc M., Bideau E. et Vincent J.P. 1985. Données préliminaires sur la tendance grégaire chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) en milieu ouvert, durant l'automne et l'hiver; comparaison avec le milieu forestier. *Mammalia* 49: 3-11.
- Maublanc M.L., Bideau E. et J.P. Vincent. 1987. Flexibilité de l'organisation sociale du chevreuil en fonction des caractéristiques de l'environnement. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 42: 109-134.
- Maublanc M.L., Cibien C., Gaillard J.M., Maizeret C., Bideau E. et Vincent J.P. 1991. Le Chevreuil. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 6: 155-183.
- Mauget R. et Sempere A. 1978. Comportement locomoteur déterminé par radiotracking chez deux ongulés sauvages en liberté: le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le sanglier (*Sus scrofa*). *Biol. Behav.* 3: 331-340.
- May R.M. 1974. On the theory of niche overlap. *Theoretical Population Biology* 5: 297-332.
- McCullough D.R., Hirth D.H. and Newhouse S.J. 1989. Resource partitioning between sexes in white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 53: 277-283.
- McDiarmid A. 1981. Quelques causes de mortalité et de maladie chez le chevreuil. In: *Le chevreuil: gestion et chasse* (ed. R. Prior). pp: 74-81. Gerfaut Club-Princesse, Paris.

- McEwan E.K. and Whitehead P.E. 1970. Seasonal changes in the energy and nitrogen intake in reindeer and caribou. *Can. J. Zool.* 46: 1023-1029.
- McNab B.K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *Am. Nat.* 97: 133-139.
- Meunier, K. 1983. Das spanische Rehwild. *Wildbiologische Informationen für den Jäger VI*. Ed. R.R. Hofmann, Berlin.
- Milinkovitch M.C. 1992. DNA-DNA hybridizations support ungulate ancestry of Cetacea. *J. Evol. Biol.* 5: 149-160.
- Miller, G.S. 1910. *Capreolus capreolus canus*. *Ann. and Mag. Nat. Hist.* 8th ser. Tomo VI, p. 460.
- Miller P.C. (ed). 1981. *Resource use by Chaparral and Matorral*. Springer-Verlag, New York. 454 pp.
- Miller B.K. and Litvaitis J.A. 1992. Habitat segregation by moose in a boreal forest ecotone. *Acta Theriol.* 37: 41-50.
- Minta S.C. 1992. Test of spatial and temporal interactions among animals. *Ecological Applications* 2: 178-188.
- Miquelle D.G., Peek J.M. and Van Ballenberghe V. 1992. sexual segregation in alaskan moose. *Wildl. Monographs* 122: 1-58.
- Mitchell B., Staines B. and Welch D. 1977. *Ecology of red deer: A research view relevant to their management*. ITE, Cambridge.
- Moehlman P.D. 1989. Intraspecific variation in canid social system. In: *Carnivore Behaviour, Ecology and Evolution* (ed. J.L. Gittleman). pp: 143-163. Cornell Univ. Press, Ithaca.
- Moen A.N. 1973. *Wildlife Ecology*. W.H. Freeman & Co., San Francisco. 458 pp.
- Moen A.N. 1978. Seasonal changes in heart rates, activity, metabolism and forage intake of white-tailed deer. *J. Wild. Manage.* 42: 715-738.
- Mohr C.O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *Amer. Midl. Natur.* 37: 223-249.
- Mohr C.O. and Stumpf W.A. 1966. Comparison of methods for calculating areas of animal activity. *J. Wildl. Manage.* 30: 293-304.
- Monfort A. 1972. Densités, biomasses et structures des populations d'ongulés sauvages au Parc National de l'Akagera (Rwanda). *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 26: 216-256.
- Morris D.W. 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology* 68: 362-369.
- Morrison M.L., Marcot B.G. and Mannan W. 1992. *Wildlife-Habitat Relationships: concepts and applications*. The Univ. of Wisconsin Press, Madison.
- Mörsch G. y Leibenguth F. 1994. DNA fingerprinting in roe deer using the digoxigenated probe (GTG)₅. *Animal Genetics*, 25: 25-30.
- Mrlík V. 1990. Disturbance of the roe deer (*Capreolus capreolus*) in agrocoenoses of Southern Moravia. *Folia Zool.* 39: 25-35.

- Mrlík V. 1991. Active protective behaviour of roe deer (*Capreolus capreolus*) in an open habitat during the winter season. *Folia Zool.* 40: 13-24.
- Mrlík V. 1992. Changes of social interactions within roe deer groups during the winter and early spring season. In: *Ongulés/Ungulates 91* (eds. Spitz F., Janeau G., Gonzalez G. et Aulagnier S.). pp: 471-474. S.F.E.P.M.-I.R.G.M. Paris.
- Mykytka J.M. and Pelton M.R. 1988. Evaluation of four standard home range methods based on movements of florida black bear. *Biotelemetry* 10: 159-166.
- Nams V. O. 1989. Effects of radiotelemetry error on sample size and bias when testing for habitat selection. *Can. J. Zool.* 67: 1631-1636.
- Navarre P. 1993. Deux cas de reproduction exceptionnelle chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) dans les Hautes-Pyrénées. *Gibier Faune Sauvage* 10: 343-349.
- Neitzel H. 1979. Chromosomen evolution in der Familie der Hirsche (Cervidae). *Bongo, Berlin* 3: 27-38.
- Neu C.W., Byers C.R. and Peek J.M. 1974. A technique for analysis of utilization-availability data. *J. Wildl. Manage.* 38: 541-545.
- Nikolandie D. 1968. Okologische Charakteristik der Rehpopulation im Distrikt Belje. *Jelen* 7: 73-95.
- Norberg R.A. 1977. An ecological theory on foraging time and energetics and choice of optimal food-searching method. *J. Anim. Ecol.* 46: 511-529.
- Nugent G. 1994. Home range size and its development for fallow deer in the Blue Mountains, New Zealand. *Acta Theriologica* 39: 159-175.
- Obrtel R. and Holisova V. 1983. Assessment of the damage done to a crop of maize (*Zea mays*) by roe deer (*Capreolus capreolus*). *Folia Zool.* 32: 109-118.
- Obrtel R., Holisova V and Kozena I. 1984. Deer damage to sugar beet leaves. *Folia Zool.* 33: 99-108.
- Ohtaishi N. and Gao Y. 1990. A review of the distribution of all species of deer (Tragulidae, Moschidae and Cervidae) in China. *Mammal. Rev.* 20: 125-144.
- Oleffe P., Blanchart G., Picard J.F. and Boisaubert B. 1986. Etude comparée de la digestibilité in vitro d'aliments forestiers consommés par le cerf et le chevreuil. *Bull. Mens. O.N.C.* 106: 43-49.
- Olivier G. 1958. Observations sur la biologie du chevreuil (*Capreolus capreolus* L.). *Mammalia* 22: 251-261.
- Orians G.H. and Pearson N.E. 1979. On the theory of central place foraging. In: *Analysis of Ecological Systems* (Horn D.J., Mitchell R.D. and Stairs G.R.). pp: 155-177. Ohio State Univ. Press, Columbus.
- Orians G.H. and Wittenberger J.F. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *Amer. Natur.* suppl. 137: 29-49.
- Oslage von H.J. and Strothmann A. 1988. Zum Energie und Proteinbedarf von Rehwild. *Z. Jagdwiss.* 34: 164-181.
- Owen-Smith N. and Novellie P. 1982. What should a clever ungulate eat?. *Amer. Nat.* 19: 151-178.

- PACER. 1990. *Locate II user's manual*. PACER inc., Truro, Canada. 72 pp.
- Padaiga V.I. and Marma B.B. 1979. Census of roe deer by a pellet-group count. *Soviet J. Zool.* 10: 355-357.
- Papageorgiou N.K. 1978. Use of forest openings by roe deer as shown by pellet group counts. *J. Wildl. Manage.* 42: 650-654.
- Papageorgiou N.K., Neophytou C., Spais A. and Vavalekas C. 1981. Food preferences and protein and energy requirements for maintenance of roe deer. *J. Wildl. Manage.* 45: 728-733.
- Patton, D.R. 1992. *Wildlife habitat relationships in forested ecosystems*. Timber Press, Portland. 392 pp.
- Pauley G.R., Peek J.M. and Zager P. 1993. predicting white-tailed deer habitat use in Northern Idaho. *J. Wildl. Manage.* 57: 904-913.
- Pedroli J.C., Blant M., Chappuis F. et Maire J.M. 1981. La biologie du chevreuil (*Capreolus capreolus*) dans le Canton de Nèuchâtel (Suisse). I. Recensement de la population ; comparaison de deux méthodes. *Mammalia* 45: 467-472.
- Peek J.M., Scott M.D., Nelson J., Pierce D.J. and Irwin L.L. 1982. Role of cover in habitat management for big game in northwestern United States. *Trans. North. Am. Wildl. and Nat. Res. Conf.* 47: 363-373.
- Perco F. 1985. La situazione dei nuclei autoctoni di capriolo (*Capreolus capreolus* L.) nella Calabria e nella Puglia. In: *Atti Conv. Progetto Faun. dell'Appennino*. pp: 152-161. Fed. Ital. della Caccia, Pescara.
- Pereira R.M. e Pereira M.R. 1980. O corço (*Capreolus capreolus*) em Portugal. *Actas I Reunión Iberoamericana Zool. Vert. La Rábida*: 529-542.
- Pereira M.R. 1985. Effects of human and wolf (*Canis lupus*) presence on a roe deer (*Capreolus capreolus*) population in northeastern Portugal (Serra da Nogueira). *Proc. XVII IUGB Congress*: 671-678.
- Perzanowski K. 1978. The effect of winter food composition on roe-deer energy budget. *Acta Theriol.* 23: 451-467.
- Perzanowski K., Pradel A., Sikorski M.D. and Mydlarz J. 1982. Food resources for deer in Niepolomicka Forest. *Acta Theriol.* 27: 509-519.
- Perzanowski K., Pucek T and Podyma W. 1986. Food resources for deer in Niepolomicka forest. *Acta Theriol.* 31: 107-118.
- Pielowski Z. 1984. *Sarna*. Panstw. Wyd. Roln. i Lesn., Warszawa.
- Pielowski Z. and Bresinski W. 1982. Population characteristics of roe deer inhabiting a small forest. *Acta Theriol.* 27: 409-425.
- Pittendrigh C.S. 1981. Circadian system: entrainment. In: *Biological Rhythms* (ed. J. Aschoff). Handbook of Behavioural Neurobiology (IV). pp: 95-124. Plenum Press, New York.
- Poole T.B. 1985. *Social Behaviour in Mammals*. Blackie, New York.

- Porter W. F. and Church K.E. 1987. Effects of environmental pattern on habitat preference analysis. *J. Wildl. Manage.* 51: 681-685.
- Prieditis A. 1984. Influence of dry food and needles on body weight consumption of food substances in roe deer (*Capreolus capreolus* L.). *Acta Zool. Fennica* 171: 213-215.
- Prins R.A. and Geelen M.J.H. 1971. Rumen characteristics of red deer, fallow deer and roe deer. *J. Wildl. Manage.* 35: 673-680.
- Prior R. 1968. *The roe deer at Cranborne Chase: an ecological survey*. Univ. Press, Oxford. 119 pp.
- Prior R. 1981. *Le chevreuil: gestion et chasse*. Gerfaut Club-Princesse, Paris. 81 pp.
- Pucek Z., Bobek B., Labudzki L., Milkowski L., Morow K. and Tomek A. 1975. Estimates of density and number of ungulates. *Pol. Ecol. Stud.* 1: 121-135.
- Pulliam H. R. 1975. Diet optimization with nutrient constraints. *Amer Natur.* 109: 765-768.
- Putman R.J. 1986. Foraging by roe deer in agricultural areas and impact on arable crops. *J. Appl. Ecol.* 23: 91-99.
- Putman R.J. 1988. *The natural history of deer*. Helm, London. 191 pp.
- Pyke G.H. 1984. Animal movements: an optimal foraging approach. In: *The Ecology of Animal Movement* (eds. I.R. Swingland and P.J. Greenwood). pp: 7-32. Clarendon Press, Oxford.
- Pyke G.H., Pulliam H.R. and Charnov E.L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and test. *Q. Rev. Biol.* 52: 137-154.
- Ralls K., Lundrigan B. and Kranz K. 1987. Mother-young relationships in captive ungulates: spatial and temporal patterns. *Zoo Biol.* 6: 11-20.
- Rasmussen W.O. 1993. Visual space index. *J. Environmental Management* 38: 145-155.
- Ratcliffe P.R. 1984. Population density and reproduction of red deer in Scottish commercial forest. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* 82 B: 291-302.
- Ratcliffe P.R. and Rowe J.J. 1985. A biological basis for managing red and roe deer in British forest. *Proc XVII Congr. IUGB*. 917-925.
- Ratcliffe P.R. and Mayle B.A. 1992. *Roe deer biology and management*. Forestry Commission Bulletin 105. 28 pp.
- Raven P. H. 1973. The evolution of Mediterranean Floras. In: *Mediterranean Type Ecosystems* (ed. F. di Castri and H.A. Mooney). pp: 213-225. Springer-Verlag, Berlin. 393 pp.
- Recarte J.M. 1993. Relaciones interespecíficas de cérvidos en un biotopo mediterráneo: adaptaciones comportamentales del ciervo (*Cervus elaphus*) en situación de simpatria con el gamo (*Dama dama*). Tesis Doctoral. Univ. Córdoba, Córdoba. 215 pp.
- Reichholf J. 1980. Jahreszeit und Biotopabhängigkeit der Rudelbildung beim Rehwild (*Capreolus capreolus*). *Spixiana* 3: 193-208.
- Ricklefs R.E. 1979. *Ecology* (2nd. ed.). Chiron, New York. 562 pp.

- Ridley M. 1993. *Evolution*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Rivas-Martínez, S. 1987. Nociones sobre fitosociología, biogeografía y bioclimatología. En: *La vegetación de España* (coord. por M. Peinado y S. Rivas-Martínez), pp: 19-45. Publ. Univ. Alcalá de Henares, Madrid.
- Robbins C.T. 1983. *Wildlife feeding and nutrition*. Academic Press, New York.
- Rudge A.J.B. (ed). 1984. *The capture and handling of deer*. Nature Conservancy Council Books, London.
- Sáez de Buruaga M., Costa L. and Purroy F.J. 1991. Distribution and abundance of three wild ungulates in the Cantabrian mountains of northern Spain. In: *Global trends in wildlife management* (eds. B. Bobek, K. Perzanowski and W.L. Regelin). pp: 81-87. Krakow.
- Sáez-Royuela C. et Tellería J.L. 1984. Caracteristiques générales de communautés d'ongulés des montagnes d'Espagne. *Acta Biol. Montana* 4: 383-388.
- Sáez-Royuela C. and Tellería J.L. 1991. Roe deer (*Capreolus capreolus*) distribution in Central Spain. *Folia Zool.* 40: 37-45.
- Sáez-Royuela C., Díaz E. et Tellería J.L. 1989. Influence de la chasse sur les rythmes d'activité du chevreuil dans une aire mediterraneenne. *Bull. Mens. ONC* 139: 33-36.
- Sägesser H. 1966. Über den Einfluss des Standortes auf den Gewicht des Rehwildes (*C. c. capreolus* Linné, 1759). *Z. für Jagdwiss.* 12: 54-62.
- Saltz D. and Alkon P.U. 1985. A simple computer aided method for estimating radio-location error. *J. Wildl. Manage.* 49: 664-668.
- Saltz D. and White G.C. 1990. Comparison of different measures of the error in simulated radio-telemetry locations. *J. Wildl. Manage.* 54: 169-174.
- Salvador A. and Abad P.L. 1987. Food habits of a wolf population (*Canis lupus*) in León Province, Spain. *Mammalia* 51: 45-52.
- Samuel M.D. and Garton E.O. 1987. Incorporating activity time in harmonic home range analysis. *J. Wildl. Manage.* 51: 254-257.
- Samuel M.D. and Green R.E. 1988. A revised test procedure for identifying core areas within the home range. *J. Anim. Ecol.* 57: 1067-1068.
- Samuel M.D. and Kenow K.P. 1992. Evaluating habitat selection with radio-telemetry triangulation error. *J. Wildl. Manage.* 56: 725-734.
- Samuel M.D., Pierce D.J. and Garton E.O. 1985. Identifying areas of concentrated use within the home range. *J. Anim. Ecol.* 54: 711-719.
- Sandell M. 1990. The evolution of seasonal delayed implantation. *Q. Rev. Biol.* 65: 23-42.
- Sanderson G.C. 1966. The study of animal movements: a review. *J. Wildl. Manage.* 30: 215-235.
- SAS Institute Inc. 1989. *SAS/STAT User's guide, version 6*. Vol 1-2. Cary, N.C. 943 pp.

- Schaal A. 1982. Influence de l'environnement sur les composantes du groupe social chez le daim (*Dama dama*). *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 36: 161-174.
- Schmutz J.A. and White G.C. 1990. Error in telemetry studies: effects of animal movement on triangulation. *J. Wildl. Manage.* 54: 506-510.
- Schoener T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 369-404.
- Schoener T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*: 185: 27-39.
- Schoener T.W. 1981. An empirically based estimate of home range. *Theor. Popul. Biol.* 20: 281-325.
- Schoener T.W. 1986. A brief history of optimal foraging theory. In: *Foraging behaviour* (ed. A.C. Kamil, J.R. Krebs and H.R. Pulliam). Plenum Press, New York.
- Schoener T.W. 1989. The ecological niche. In: *Ecological Concepts* (Cherret J.M. ed.). pp: 79-114. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Schröder J. and Schröder W. 1983. Ökologische Nische und Konkurrenz. *Mitteilungen aus der Wildforschung* N° 34.
- Schröder J. and Schröder W. 1984. Niche breadth and overlap in red deer *Cervus elaphus*, roe deer *Capreolus capreolus* and chamois *Rupicapra rupicapra*. *Acta Zool. Fennica* 172: 85-86.
- Scott K.M. and Janis C.M. 1987. Phylogenetic relationships of the Cervidae and the case for a superfamily "Cervoidea". In: *Biology and management of the Cervidae* (ed. C.M. Wemmer). pp: 3-20. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Seal U.S. and Bush M. 1987. Capture and chemical immobilization of cervids. In: *Biology and management of the Cervidae* (ed. C.M. Wemmer). pp: 480-504. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Seber G.A.F. 1982. *The estimation of animal abundance and related parameters*. Griffin, London. 654 pp.
- Sémpéré A. 1979. Utilisation et evolution du domaine vital chez le chevreuil mâle européen déterminés par radiotracking. *Biol. Behav.* 1: 75-87.
- Sémpéré A. 1982. Fonction de reproduction et caractères sexuels secondaires chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*): variations saisonnières et incidences sur l'utilisation du budget temps-espace. Thèse Doctorale. Univ. F. Rabelais, Lyon.
- Sémpéré A. and Boissin J. 1981. Relationship between antler development and plasma androgen concentrations in adult roe deer (*Capreolus capreolus* L.). *J. Reprod. Fert.* 62: 49-53.
- Sémpéré A. and Lacroix A. 1982. Temporal and seasonal relationships between LH testosterone and antlers in fawn and adult male roe deer (*Capreolus capreolus* L.): a longitudinal study from birth to four years of age. *Acta Endocrinol.* 99: 295-301.
- Sémpéré A., Garreau J.J. et Boissin J. 1980. Variations saisonnières de l'activité de marquage territorial et de la testostérémie chez le Chevreuil mâle adulte. *C.R. Acad. Sci.* 290: 803-806.

- Sémpéré A., Boisaubert B., Boutin B. et Arnaud J. 1986. Analyse des variations saisonnières de l'utilisation de l'espace chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) introduit en milieux ouverts a faible densité de population. *Gibier Faune Sauvage* 3: 393-422.
- Sémpéré A.J., Mauget R., Chemineau P. and P. Duncan. 1992. The timing of breeding in European roe deer: the influence of photoperiod on males and females. In: *Ongulés/Ungulates 91* (eds. Spitz F., Janeau G., Gonzalez G. et Aulagnier S.). pp: 551-556. S.F.E.P.M.-I.R.G.M. Paris.
- Shank C.C. 1985. Inter- and Intra- sexual segregation of chamois (*Rupicapra rupicapra*) by altitude and habitat during summer. *Z. Säugetier*. 50: 117-125.
- Short R.V. and Hay M.F. 1966. Delayed implantation in the roe deer (*Capreolus capreolus*). *Symp. Zool. Soc. Lond.* 15: 173-194.
- Short R.V. and Mann T. 1966. The sexual cycle of a seasonally breeding mammal, the roe buck (*Capreolus capreolus*). *J. Reprod. Fert.* 12: 337.
- Short H.L., Dietz D.R. and Remmenga E.E. 1966. Selected nutrients in mule deer browse plants. *Ecology*, 47: 222-229.
- Siegel S. 1986. *Estadística no paramétrica*. Ed. Trillas, Mexico. 346 pp.
- Sinclair A.R.E. 1977. *The African Buffalo. A study of resource limitation of populations*. Chicago Univ. Press.
- Siniff D.B. and Tester J.R. 1965. Computer analysis of animal movement data obtained by telemetry. *Bioscience* 15: 104-108.
- Siuda A., Ziurowski W. and Siuda H. 1969. The food of the roe deer. *Acta Theriol.* 14: 247-262.
- Skogland T. 1989. *Comparative social organization of wild reindeer in relation to food, mates and predator avoidance*. Paul Parey, Berlin. 74 pp.
- Skovlin, J.M. 1982. Habitat requirements and evaluations. In: *Elk of North America: Ecology and Management* (eds. J.W. Thomas and D.E. Toweill). pp: 369-414. Stackpole Books, Harrisburg.
- Slobodchikoff C.N. and Shields W.M. 1988. Ecological trade-offs and social behaviour. In: *The Ecology of Social Behaviour* (ed. C.N. Slobodchikoff). pp: 3-13. Academic Press, New York.
- Smith E.N. and Amlaner C.J. 1988. Biotelemetry workshop: an intensive training session. *Biotelemetry* 10: 3-10.
- Sokolov V.E. and Danilkin A.A. 1979. A skin shield in Siberian roe males (*Capreolus capreolus pygargus* Pall.). *Mammalia* 43: 391-397.
- Sokolov V.E. and Gromov V.S. 1990. The contemporary ideas of roe deer (*Capreolus* Gray 1821) systematization: morphological, ethological and hybridological analysis. *Mammalia* 54: 431-444.
- Sokolov V.E., Orlov V.N., Chudinovskaya G.A. and Danilkin A.A. 1978. Differences in chromosomes between two subspecies, *Capreolus capreolus capreolus* L. and *C. c. pygargus* Pall. *Zool. Zhurn.* 57: 1109-1112.

- Sokolov V.E., Markov G.G., Danilkin A.A., Nikolov K. and Gerasimov S. 1985. Species status of the European (*Capreolus capreolus*) and Siberian (*C. pygargus*) roe deer (craniometric investigation). *Dokl. Biol. Sci.* 280: 90-94.
- Sokolov V.E., Shurkal A.V., Danilkin A.A., Podogas A.V., Rakitskaya T.A. and Markov G.G. 1986. Comparative analysis of the electrophoretic spectra of blood and muscle-tissue proteins of european (*Capreolus capreolus* L.) and siberian (*C. pygargus* Pall.) roe deer. *Dokl. Biol. Sci.* 288: 391-393.
- Sokolov V.E., Gromov V.S. and Rutovskaya M.V. 1987. The acoustic communication of European and Siberian roe deer. *Zool. Zhurn.* 66: 430-443.
- Solow A.R. 1990. A randomization test for independence of animal locations. *Ecology* 70: 1546-1549.
- Soriguer R.C. 1981. Biología y dinámica de una población de conejos (*Oryctolagus cuniculus*) en Andalucía Occidental. *Doñana Acta Vert.* 8: 1-379.
- Soriguer R.C. 1988. Alimentación del conejo (*Oryctolagus cuniculus*) en Doñana, SO España. *Doñana Acta Vert.* 15: 141-150.
- Soriguer R.C., Fandos P., Bernáldez E. y Delibes Senna J.R. 1994a. *El Ciervo en Andalucía*. Junta de Andalucía, Sevilla. 202 p.
- Soriguer R.C., Fandos P. y Martínez T. 1994b. Alimentación del corzo. En: *El Corzo Andaluz* (F. Braza, S. Aragón, C. San José y J.R. Delibes Senna). Junta de Andalucía, Sevilla. 156 p.
- Soriguer R.C., Fandos P., Martínez T., García B. y García A. 1994c. Las plantas y los herbívoros: la abundancia de las plantas, su calidad nutricional y la dieta de la cabra montés. *Actas del Congreso Internacional del género Capra en Europa* (Ronda, 20-22 octubre 1992). pp: 71-94. Junta de Andalucía, Málaga. 264 pp.
- Southwell C. J. 1984a. Variability in grouping in the eastern grey kangaroo, *Macropus giganteus*. I. Group density and group size. *Aust. Wildl. Res.* 11: 423-435.
- Southwell C. J. 1984b. Variability in grouping in the eastern grey kangaroo, *Macropus giganteus*. II. Dynamics of group formation. *Aust. Wildl. Res.* 11: 437-449.
- Southwell C. J. and Fletcher M.S. 1988. Diurnal and nocturnal habitat utilisation by the whiptail wallaby, *Macropus parryi*. *Aust. Wildl. Res.* 215: 595-603.
- Southwell C. J. and Weaver K. 1993. Evaluation of analytical procedures for density estimation from line-transect data: data grouping, data truncation and the unit of analysis. *Aust. Wildl. Res.* 20: 433-444.
- Southwood T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies?. *J. Anim. Ecol.* 46: 337-365.
- Spencer W.D. and Barrett R.H. 1984. An evaluation of the harmonic mean measure for defining carnivore activity areas. *Acta Zoologica Fennica* 171: 255-259.
- Springer J.T. 1979. Some sources of bias and sampling error in radiotriangulation. *J. Wildl. Manage.* 43: 926-935.
- Staines B.W. 1974. A review of factors affecting deer dispersion and their relevance to management. *Mammal Review* 4: 79-91.

- Staines B.W. 1976. The use of natural shelter by red deer (*Cervus elaphus*) in relation to weather in North-east Scotland. *J. Zool.* 180: 1-8.
- Staines B.W. 1978. The dynamics and performance of a declining population of red deer (*Cervus elaphus*) *J. Zool.* 184: 403-419.
- Staines B.W. and Welch D. 1984. Habitat selection and impact of red (*Cervus elaphus*) and roe (*Capreolus capreolus*) deer in a sitka spruce plantation. *Proc. Royal Soc. Edinburgh.* 82b: 303-319.
- Staines B.W. and Ratcliffe P.R. 1987. Estimating the abundance of red deer (*Cervus elaphus* L.) and roe deer (*Capreolus capreolus* L.) and their current status in Great Britain. *Symp. Zool. Soc. London* 58: 131-152.
- Strandgaard H. 1967. Reliability of the Petersen method tested on a roe-deer population. *J. Wildl. Manage.* 31: 643-651.
- Strandgaard H. 1972. Roe deer (*Capreolus capreolus*) population at Kalo and the factors regulating its size. *Danish Rev. Game Biol.* 7: 1-205.
- Stubbe C. and Passarge H. 1979. *Rehwild*. VEB Deutscher Landwirtschafts-Verlag, Berlin.
- Stubbe C. and Bruholz Z. 1979. Experiments on crossing the roe and the tartarian deers *Capreolus capreolus capreolus* L. (1758) X *C. c. pygargus* Pall. (1771). *Zool. Zhurn.* 58: 1398-1403.
- Stüwe M. and Hendrichs H. 1984. Organization of roe deer (*Capreolus capreolus*) in an open field habitat. *Z. Saugertierk.* 49: 359-367.
- Sullivan J.B., DeYoung, C.A., Beasom S.L., Heffelfinger J.R., Coughlin S.P. and Hellickson M.W. 1991. Drive-netting deer: incidence of mortality. *Wildl. Soc. Bull.* 19: 393-396.
- Swihart R.K. and Slade N.A. 1985a. Influence of sampling interval on estimates of home range size. *J. Wildl. Manage.* 49: 1019-1025.
- Swihart R.K. and Slade N.A. 1985b. Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology* 66: 1176-1184.
- Swihart R.K. and Slade N.A. 1986. The importance of statistical power when testing for independence in animal movements. *Ecology* 67: 255-258.
- Swihart R.K., Slade N.A. and Bergstrom B.J. 1988. Relating body size to the rate of home range use in mammals. *Ecology* 69: 393-399.
- Swingland I.R. and Greenwood P.J.(eds.). 1984. *Ecology of the animal movement*. Clarendon Press, Oxford.
- Szabik E. 1973. Age estimation of roe deer from different hunting grounds of south-eastern Poland. *Acta Theriol.* 18: 223-236.
- Szmidt A. 1975. Food preference of roe deer in relation to principal species of forest trees and shrubs. *Acta Theriol.* 20: 255-266.
- Talavera, S. y Herrera J. 1987. Estrategias Reproductivas del Pinsapar de la Reserva de la Biosfera de Grazalema. Informe Técnico. Programa MAB. UNESCO. 53 pp.

- Teer J.G. 1984. White-tailed deer population management. In: *White-tailed deer: Ecology and Management* (ed. L.K. Halls) pp: 261-292. Stackpole Books, Pennsylvania.
- Tellería J.L. 1986. *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Raíces, Madrid. 278 pp.
- Tellería J.L. and Saéz-Royuela C. 1984. The large mammals of Central Spain. An introductory view. *Mammal. Rev.* 14: 51-56.
- Tester J.R. 1987. Changes in activity rhythms of some free-ranging animals in Minnesota. *Can. Field Nat.* 101: 13-21.
- Thomas D.L. and Taylor E.J. 1990. Study designs and test for comparing resource use and availability. *J. Wildl. Manage.* 54: 322-330.
- Thomas, J.W., Black, H., Scherzinger, R.J. and Pedersen R.J. 1979. Deer and Elk. In: *Wildlife habitats in managed forest: the Blue Mountains of Oregon and Washington*. pp: 104-227. USDA Forest Service, Agr. Handbook 553. 512 pp.
- Thor G. 1989. How can does get more food than bucks? Habitat use of roe deer in the Bavarian Forest. *Trans. 19th IUGB Congress*, Trondheim.
- Tierson W.C., Mattfeld G.F., Sage R.W. and Behrend D.F. 1985. Seasonal movements and home ranges of white-tailed deer in the Adirondacks. *J. Wildl. Manage.* 49: 760-769.
- Towsend C.R. and Calow P. 1981. *Physiological Ecology. An evolutionary approach to resource use*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Trense W. 1989. *The big game of the world*. Verlag Paul Parey, Berlin.
- Turner D.C. 1979. An analysis of time-budgeting by roe deer (*Capreolus capreolus*) in an agricultural area. *Behaviour* 71: 247-290.
- Turner D.C. 1980. A multivariate analysis of roe deer (*Capreolus capreolus*) population activity. *Rev. Suisse Zool.* 87: 991-1002.
- Turner D.C. 1987. Exploitation of agricultural areas by roe deer: behavioural and ecological adaptations. In: *Biology and Management of the Cervidae* (ed. C.M. Wemmer). pp: 328-338. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Turner, D.C., Geiger C. and Blakenhorn H. 1987. Factors to consider in future roe deer management in Switzerland. In: *Biology and Management of the Cervidae* (ed. C.M. Wemmer). pp: 550-558. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Underwood R. 1982. Seasonal changes in African ungulates groups. *J. Zool.* 196: 191-205.
- UNESCO. 1973. International Classification and Mapping of Vegetation. *Ecol. and Cons.* Series 6. Paris.
- Valdés, B., Talavera S. y E. Fernández-Galiano. 1987. *Flora Vascular de Andalucía Occidental (vol. I-III)*. Ketres, Barcelona.
- Vandermeer J.H. 1972. Niche theory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3: 107-132.
- Van Horne B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *J. Wildl. Manage.* 47: 893-901.

- Van Winckle W. 1975. Comparison of several probabilistic home-range models. *J. Wildl. Manage.* 39: 118-123.
- Verner J. 1977. On the adaptative significance of territoriality. *Amer. Natur.* 111: 769-775.
- Vigne J.D. 1992. Zooarchaeology and the biogeographical history of the mammals of Corsica and Sardinia since the last ice age. *Mammal. Rev.* 22: 87-96.
- Villafuerte R. 1994. Riesgo de predación y estrategias defensivas del conejo, *Oryctolagus cuniculus*, en el P.N. de Doñana. Tesis Doctoral, Univ. de Córdoba. 221 pp.
- Vincent J.P. et Bideau E. 1986. Influence de la densité sur l'occupation de l'espace chez le chevreuil forestier. *Colloque de la SFECA* 2: 165-168.
- Vincent J.P. et Bideau E. 1992. Consequences d'une modification importante de la densité sur une population de chevreuils forestiers. *Bull. Mens. ONC* 169: 30-38.
- Vincent J.P., Janeau G., Quere J.P. and Spitz F. 1979. Distribution and activity rythm of roe deer (*Capreolus capreolus*) in open forest. *Ann. Zool. Ecol. Anim.* 11: 145-158.
- Vincent J.P., Bideau E., Quéré J.P. et Angibault J.M. 1983. Occupation de l'espace chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.). II: cas des femelles. *Acta Ecol (Ecol. Appl.)* 4: 379-389.
- Vincent J.P., Gaillard J.M. and Bideau E. 1991. Kilometric index as biological indicator for monitoring forest roe deer populations. *Acta Theriol.* 36: 315-328.
- Voight D.R. y Tinline R.R. 1980. Strategies for analyzing radio-tracking data. In: *A handbook on Biotelemetry and Radiotracking* (ed. Amlaner and MacDonald). pp: 387-404. Pergamon Press, Oxford.
- Walther F. 1972. Social grouping in Grant's gazelle (*Gazella granti* Brooke 1872) in the Serengueti National Park. *Z. Tierpsychol.* 31: 348-403.
- Waser P.M. and Wiley R.H. 1979. Mechanisms and evolution of spacing in animals. In: *Social behaviour and Communication* (ed. Marler P. and Vanderbergh J.G.). pp: 159-223. Handbook of behavioural neurobiology (III). Plenum Press, New York.
- Waser P.M. 1988. Resources, philopatry and social interactions among mammals. In: *The Ecology of Social Behaviour* (ed. C.N. Slobodchikoff). pp: 109-131. Academic Press, New York.
- Weiner J. 1973. Dressing percentage, gross body composition and caloric value of the roe-deer. *Acta Theriol.* 18: 209-222.
- Weiner J. 1977. Energy metabolism of the roe deer. *Acta Theriol.* 22: 3-24.
- Welch D., Staines B.W., Catt D.C. and Scott D. 1990. Habitat usage by red (*Cervus elaphus*) and roe (*Capreolus capreolus*) deer in a scottish Sitka spruce plantation. *J. Zool.* 221: 453-476.
- Welch D., Staines B.W., Scott D., French D. and D.C. Catt. 1991. Leader browsing by red and roe deer on young sitka spruce trees in Western scotland. I. Damage rates and the influence of habitat factors. *Forestry* 64: 61-82.
- West-Eberhardt M.J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20: 249-278.

- Westoby M. 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *Amer. Natur.* 108: 290-304.
- Westoby M. 1977. What are the biological bases of varied diets?. *Amer. Natur.* 111: 627-631.
- White R.G. 1983. Foraging patterns and their multiplier effects on productivity of northern ungulates. *Oikos* 40: 377-384.
- White G.C. and Garrot R.A. 1990. *Analysis of wildlife radiotracking data*. Academic Press, San Diego.
- Whittaker R.H., Levin S.A. and Root R.B. 1973. Niche, habitat and ecotope. *Amer. Natur.* 107: 321-338.
- Whittaker R.H., Levin S.A. and Root R.B. 1975. On the reasons for distinguishing 'Niche, habitat and ecotope'. *Amer. Natur.* 109: 479-482.
- Wiens J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- Wilson E.O. 1975. *Sociobiology: the new synthesis*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Wittenberger J.F. 1980. Group size and polygamy in social mammals. *Amer. Natur.* 197-222.
- Worton B.J. 1987. A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modelling* 38: 277-298.
- Worton B.J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70: 164-168.
- Yeo J.F. and Peek J.M. 1992. Habitat selection by female sitka black-tailed deer in logged forest of southeastern Alaska. *J. Wildl. Manage.* 56: 253-261.
- Zar J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall International, London. 718 pp.
- Zejda J. 1978. Field groupings of roe deer (*Capreolus capreolus*) in a lowland region. *Folia Zool.* 27: 111-122.
- Zejda J. 1984. Road strip transects for estimating field roe deer density. *Folia Zool.* 33: 109-124.
- Zejda J. 1985. Field transects for roe deer census. *Folia Zool.* 34: 209-215.
- Zejda J. and Homolka M. 1980. Habitat selection and population density of field roe deer (*Capreolus capreolus*) outside the growing season. *Folia Zool.* 29: 107-115.
- Zejda J. and Bauerova Z. 1985. Homes ranges of field roe deer. *Acta Sci. Brno.* 19: 1-43.
- Zejda J. and Koubek P. 1988. On the geographical variability of roebucks (*Capreolus capreolus*). *Folia Zool.* 37: 219-229.
- Zejda J., Nesvadbova J., Homolka M., Hrabě V., Kozena I., Koubek P. and Folk O. 1991. Estimation of field roe deer population density from total counts. *Folia Zool.* 40: 25-36.
- Zima J., Libosvsky J., Bauerova Z., Koubek P. and Zejda J. 1989. Comparison of metric and non-metric morphological distances between four populations of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Folia Zool.* 38: 45-58.